

VISIT...

LANZAROTE  
*Caliente*.COM

# АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

# **THE VERTEBRATE BODY**

**Sixth Edition**

**Alfred Sherwood Romer**

Late Alexander Agassiz Professor of  
Zoology, Emeritus, Harvard University

**Thomas S. Parsons**

Department of Zoology,  
University of Toronto

Saunders College Publishing  
Philadelphia New York Chicago  
San Francisco Montreal Toronto  
London Sydney Tokyo Mexico City  
Rio de Janeiro Madrid

А.Ромер,Т.Парсонс

# АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

В двух томах

Том 1

Перевод с английского  
А. Н. Кузнецова, Т. Б. Сидоровой

под редакцией  
канд. биол. наук Ф. Я. Дзержинского



МОСКВА «МИР» 1992



ББК 28.693.3  
Р69  
УДК 591.471.82

**Ромер А., Парсонс Т.**

**Р69**     **Анатомия позвоночных: В 2-х тт. Т. 1: Пер. с англ.—**  
**М.: Мир, 1992.— 358 с., ил.**  
**ISBN 5-03-000291-X**

Авторитетное руководство по сравнительной анатомии позвоночных Первоначально созданное выдающимся морфологом и палеонтологом США А Ромером, в дальнейшем оно было доработано его учеником и сотрудником Т Парсонсом Перевод делается с последнего, 6-го издания В первом томе излагаются принципы сравнительной анатомии, основы эволюции и систематики, ранние стадии эмбриогенеза, системы органов позвоночных (кожа, скелет, мышцы)

Для специалистов и студентов-зоологов, медиков, палеонтологов

**Р**  $\frac{1901000000-333}{041(01)-92}$  **98—90**

**ББК 28.693.3**

*Редакция литературы по биологии*

**ISBN 5-03-000291-X**  
**ISBN 5-03-000290-1 (русск.)**  
**ISBN 0-03-058446-9 (англ.)**

© 1986 by CBS College Publishing.  
Copyright 1977  
by Saunders College Publishing/Holt,  
Rinehart and Winston Copyright 1970,  
1962, 1955, and 1949 by  
W. B. Saunders Company  
© перевод на русский язык,  
Кузнецов А. Н., Сидорова Т. Б., 1992

## ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

Последнее солидное руководство по сравнительной анатомии позвоночных животных вышло в нашей стране более 40 лет назад (Шмальгаузен, 1947). Возникший за это время дефицит подобной литературы крайне неблагоприятно сказался на подготовке кадров и на развитии научных исследований по широкому кругу направлений. Не с этим ли связаны тревожные симптомы ослабления морфологической культуры соответствующих специалистов — биологов (морфологов, физиологов, экологов) и палеонтологов?

Выпуск настоящей книги, неоднократно переиздававшейся за рубежом, может в какой-то степени исправить положение. Автор этой книги — крупнейший американский морфолог и палеонтолог, учебные пособия которого как по палеонтологии, так и по морфологии позвоночных всегда пользовались заслуженной славой. Специалистов привлекало обилие материала, его убедительная эволюционная трактовка, а учащихся — выдающиеся дидактические свойства этих пособий, продуманная последовательность подачи материала, очень выразительные рисунки, четкий и ясный стиль изложения. Отмеченные особенности характеризуют и данное насыщенное фактами руководство, превращая его практически в популярную книгу. Этому способствует и специальная гл. 3, которая знакомит с разнообразием как ныне живущих, так и вымерших позвоночных животных и удачно подготавливает читателей, в том числе биологов с разным уровнем подготовки и небиологов, к восприятию последующих более специальных глав.

Два последних издания, вышедшие после смерти автора (в 1973 г.), были доработаны его учеником и помощником Т. Парсонсом, это не позволило устареть предлагаемому вниманию читателей руководству, которое, таким образом, современно и по материалу, и по духу. Пожалуй, это единственное пособие по сравнительной анатомии всех позвоночных — ныне живущих и вымерших, что оказалось возможным благодаря двойной специализации А. Ромера. Этим же объясняется историчность мышления автора, его эволюционность, стремление трактовать морфологические особенности функционально, на основе представлений об их адаптивности. Разумеется, такие качества книги расширяют круг ее потенциальных читателей. Это и биологи — зоологи и морфологи, медики и ветеринары, — и геологи-палеонтологи, т. е. все, кто интересуется строением и работой организма человека и животных.

Собственно научные интересы А. Ромера лежали в области палеонтологии, что определило его особое внимание к разделам, посвященным скелету (гл. 7 и 8) и мускулатуре (гл. 9). Материал этих глав изложен с высокой степенью детализации, характерной скорее для справочного руководства, чем для учебного пособия. Особую ценность с этой точки зрения представляют таблицы гомологии мышц конечностей у различных групп четвероногих. По согласованию с Т. Парсонсом эти таблицы в настоящем переводе усовершенствованы путем внесения некоторых изменений и дополнений одним из переводчиков — А. Н. Кузнецовым, ведущим научные исследования в этой области. Кроме того, с разрешения Т. Парсонса некоторые использованные в оригинале специальные термины заменены на более привычные советскому читателю.

Ф. Я. Держинский

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Во вступительных «Апологиях» к первому изданию этого учебника ныне покойный профессор Ромер выдвинул шесть требований, которым, по его мнению, должна удовлетворять такого рода книга. Теперь, спустя почти 35 лет, я вновь привожу перечень этих требований и пояснения по каждому из них, поскольку они ни в коей мере не утратили своего значения.

1. *Хорошие иллюстрации.* Каким бы обширным ни был лабораторный практикум, учащиеся не могут познакомиться на нем со всеми интересными организмами и структурами; иными словами, из-за нескольких известных им деревьев они могут не увидеть леса.
2. *Подлинно сравнительный подход.* Уделять чрезмерное внимание анатомии человека нежелательно, даже для будущих медиков: данный курс должен главным образом повысить их «общий культурный уровень», с тем чтобы помочь им лучше понять особенности строения человеческого тела и его кажущуюся неразумность.
3. *Надлежащий палеонтологический фон.* Следует использовать все имеющиеся сведения по истории позвоночных, чтобы не только рассмотреть должным образом скелетную и другие системы, для понимания эволюции которых большое значение имеют палеонтологические данные, но и изложить современные филогенетические представления.
4. *Должное внимание к процессам эмбрионального развития.* Изучение эмбрионального развития играет решающую роль в установлении гомологии, на которой зиждется вся сравнительная анатомия. Кроме того, при рассмотрении тела любого позвоночного необходимо постоянно иметь в виду фактор времени, ибо взрослый организм — это одна из многих последовательных стадий развития.
5. *Привлечение гистологических данных.* Тот, кто привык держать в руке скальпель, иногда забывает, из чего состоят крупные органы и структуры. Например, такой орган, как желудок на первый взгляд кажется дряблым и непривлекательным объектом, пока мы не рассмотрим строение различных типов эпителия и мелких желез; только тогда начинает осознаваться смысл его существования.
6. *Функциональный подход.* На сегодняшний день (1949; в настоящее время это, возможно, уже не так), к сожалению, преподавание построено таким образом, что форма и функция в большинстве случаев отделяются друг от друга, а это противостоит природе. Вряд ли можно назвать структуру, которая была бы лишена функции, однако упоминание о функции в морфологических работах находится как бы под запретом. В свою очередь и функция осуществляется не в безвоздушном пространстве и не бесцельно, а направ-

лена на благо структур, из которых состоит организм — вопреки ощущению, возникающему при чтении некоторых физиологических трудов. Даже если рассматривать сравнительную анатомию в узком смысле, то при изучении гомологии немедленно возникает вопрос об изменении функций, связанных с изменениями, часто довольно значительными, которые претерпевают гомологичные структуры.

При подготовке этого издания я, как и буквально все авторы учебников или лица, занимающиеся переизданием, должен был решать, какие разделы следует добавить или расширить, а какие изъять или сократить. Я выслушал по этому поводу много советов, часто противоречивых; среди их авторов было немало таких, по мнению которых все разделы изложены достаточно или даже несколько излишне подробно, за исключением вопросов, относящихся к области их собственных исследований, а уж эти-то вопросы явно следовало бы рассмотреть гораздо более детально! Поэтому я вынужден был сам принимать решения и считаю себя полностью ответственным за любые явные упущения или чересчур подробные сведения.

Делать добавления всегда легче, чем сокращать. Поэтому я подозреваю, что это издание чуть-чуть, но только чуть-чуть, длиннее предыдущего. Цена учебника и трудоемкость овладения им обычно возрастают вместе с его объемом, так что я старался свести дополнения к минимуму. Однако я считаю, что учебник должен одновременно служить и справочником. Не думаю, что мои студенты выучат все, что содержится в этой книге; в ней есть большие разделы, которых я вовсе не касаюсь в своих лекциях. Моей целью было создать книгу, достаточно подробную и полную, чтобы она могла служить полезным справочником для студентов, интересующихся морфологией позвоночных, и при этом не настолько энциклопедичной, чтобы она оказалась неудобочитаемой или непригодной в качестве учебника для студентов второго и третьего курсов университета.

При подготовке этого издания я исходил из того, что имеется четыре возможных способа включить в него материал по функциональной анатомии: 1) сохранить общую структуру книги, вводя там, где это необходимо, функциональные данные, а не посвящая им отдельные главы; 2) нанести известный ущерб полноте описания формы, чтобы освободить место для достаточно подробного рассмотрения функции; 3) добавить одну или несколько глав по функциональным аспектам локомоции и питания, тем самым значительно увеличив объем книги; 4) добавить очень краткое, а потому неизбежно поверхностное изложение избранных функциональных аспектов. Наиболее приемлемым я счел первый из этих способов и могу лишь надеяться, что те, кто хотел бы увидеть в книге больше данных по функциональной морфологии, найдут в ней другие достоинства, искупающие этот недостаток, и обратятся к соответствующим дополнительным материалам, которых я не касался.

Большую помощь при подготовке этого издания оказали мне многочисленные замечания, пожелания и критические высказывания моих коллег и друзей, в особенности J. A. Burns, D. G. Butler, C. S. Churcher, A. F. Ellsworth, C. Gans, J. Goodman, R. Hirakow, D. Klingener, J. Lai-Fook, E. S. Minkoff, J. M. Moulton, M. C. Parsons, J. J. Thomason, R. Walker, Y. L. Werner, J. E. M. Westermann, K. G. Wingstrand, а также анонимных рецензентов издательства Saunders. Пожелания высказывали и студенты, слушавшие мои лекции; особенно ценными оказа-

лись замечания, сделанные М. J. Bazos. Мне хочется отдельно поблагодарить проф. Wallace E. McLeod, который проверил первый вариант приложения по научной терминологии и исправил некоторые из моих самых вопиющих ошибок, вызванных слабым знанием латинского и греческого. Разумеется, ни он, ни все другие названные мной лица не несут ответственности за оставшиеся упущения или ошибки. Как всегда, работа с сотрудниками издательства Saunders доставила мне много приятных минут, а помощь их была неоценима; при подготовке этого издания я имел дело главным образом с Michael J. Brown. Прошу иметь в виду, что все перечисленные здесь лица участвовали в подготовке *данного*, т. е. шестого издания. Многие другие, упоминавшиеся в предисловиях к предыдущим изданиям, высказали в свое время пожелания, позволившие улучшить все последующие издания, включая и это. Если они здесь не названы, то это не означает, что внесенный ими вклад каким-то таинственным образом утратил силу. Наконец, настоящее издание неизмеримо выиграло от помощи, которую оказывала мне в летние месяцы последних трех лет неизменно бодрая и находчивая Margaret Anne Adair. Она делала рисунки, проверяла библиографические ссылки, помогала редактировать, печатала исправления и новые разделы и занималась всевозможными другими делами, столь важными при подготовке такой книги. Без ее участия это новое издание, возможно, не только было бы еще не готово, но, несомненно, понесло бы некоторый ущерб.

Профессор Ромер в заключение «Апологии» к первому изданию позволил себе воздать должное двум людям, много лет назад привившим ему интерес к истории позвоночных, неослабевший с течением времени; это был д-р William King Gregory, у которого он учился после окончания университета, и д-р J. H. McGregor, у которого он был ассистентом по курсу зоологии позвоночных. Д-р Alfred Sherwood Romer, у которого учился я по окончании университета и в свою очередь был ассистентом, привил подобный интерес мне, за что я с благодарностью храню память о нем.

Томас С. Парсонс

# Глава 1

## ВВЕДЕНИЕ

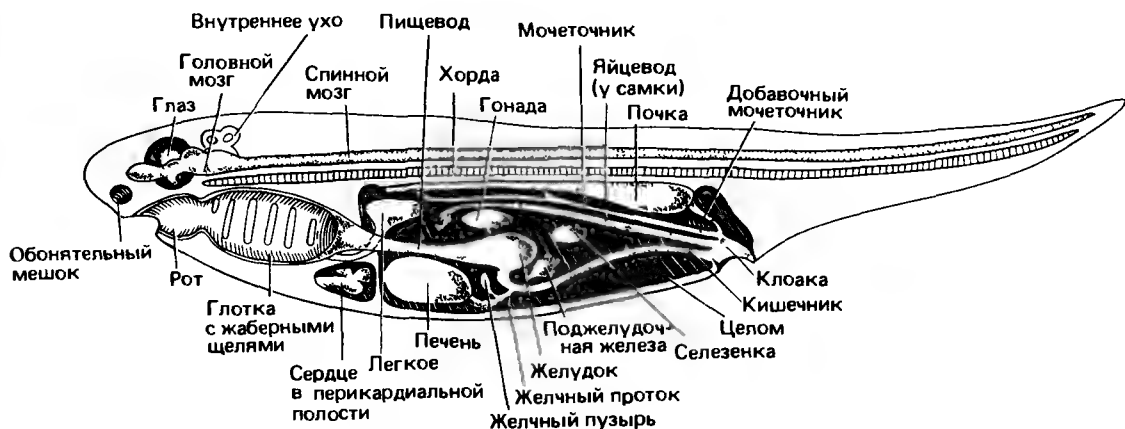
В этой книге кратко изложен процесс эволюционного формирования тела позвоночных. В основе такого изложения лежит сравнительное изучение строения позвоночных, составляющее предмет сравнительной анатомии. Наука эта интересна и небесполезна сама по себе. Гораздо важнее, однако, что наблюдаемые модификации структуры связаны с изменениями функций, а функции в свою очередь коррелируют с тем разнообразием среды обитания и образа жизни позвоночных, которым отмечена вся их долгая, богатая событиями история. Эволюция позвоночных изучена лучше, чем эволюция любой другой группы животных, и их история дает превосходные примеры, иллюстрирующие многие общие законы биологии. Знание морфологии позвоночных имеет практическое значение для специалистов во многих областях биологии. Будущим медикам оно дает более широкое представление о природе одного особого вида животных, которому будут посвящены все их дальнейшие занятия.

Большая часть книги (гл. 6—17) посвящена *последовательному* рассмотрению различных органов или систем органов у разных групп животных. В настоящей главе дается общий обзор, так сказать, обзор «с высоты птичьего полета», строения позвоночных, а также некоторые вводные сведения. Остальные начальные главы посвящены общим проблемам: эволюционной истории позвоночных и их родичей (гл. 2 и 3), клеткам и тканям как основным структурным элементам живых организмов (гл. 4) и эмбриональному развитию (гл. 5).

### ПЛАН СТРОЕНИЯ ТЕЛА ПОЗВОНОЧНЫХ (рис. 1)

**БИЛАТЕРАЛЬНАЯ (ДВУСТОРОННЯЯ) СИММЕТРИЯ.** Главная черта строения тела позвоночных — двусторонняя симметрия; это означает, что одна его сторона представляет собой зеркальное отражение другой стороны. Такой же тип организации характерен для большинства групп беспозвоночных, в особенности для кольчатых червей и для обширнейшего типа членистоногих, к которому относятся ракообразные, паукообразные, насекомые и др. Резко отличаются от всех этих животных кишечнополостные и иглокожие<sup>1</sup>, обладающие радиальной симметрией, при которой части тела отходят по радиусам от центральной оси, подобно спицам колеса. Степень активности животных коррелирует с ти-

<sup>1</sup> Строго говоря, иглокожих нельзя считать истинно радиально-симметричными; в начале своего онтогенеза они обладают двусторонней симметрией, а позднее приобретают более или менее радиальную организацию и начинают вести соответствующий образ жизни (хотя некоторые из них являются активными хищниками).



« Схематический продольный разрез «идеализированного» позвоночного с указанием относительного расположения основных органов.

пом симметрии, присущей их организации. Радиально-симметричные иглокожие и кишечнополостные обычно мало подвижны, перемещаются медленно или же прикреплены ко дну водоемов, а свободноплавающие формы по большей части перемещаются пассивно, увлекаемые течением. Позвоночные, членистоногие и морские кольчецы, напротив, ведут обычно активный образ жизни. Активность была, по-видимому, одним из ключевых свойств, определивших успех позвоночных, и в некотором смысле она может служить таким же диагностическим признаком, как любой из их морфологических признаков.

**РАЗДЕЛЕНИЕ НА ОТДЕЛЫ.** У всех животных с двусторонней симметрией тело разделено в продольном направлении на несколько отделов; например, у кольчатых червей тело состоит из довольно однородных сегментов, а у насекомых группы сегментов объединены, образуя голову, грудь и брюшко. Тело позвоночных также делится на четко выраженные отделы, хотя эти отделы нельзя непосредственно сопоставить с частями тела беспозвоночных.

У позвоночных имеется высокоспециализированная голова, или головной отдел; здесь находятся все основные органы чувств, нервные центры, образующие головной мозг, а также рот и связанные с ним структуры. У позвоночных, как и у всех двусторонне-симметричных животных (даже у червей), наблюдается сильная тенденция к **цефализации**, т. е. к концентрации определенных структур и функций на переднем конце тела.

У всех высших наземных позвоночных сразу же после головного отдела располагается **шейный отдел**, или **шея**, который служит просто связующим звеном между головой и туловищем, обеспечивая ее подвижность. Наличие шеи не является, однако, примитивным признаком. У низших позвоночных, дышащих в воде, этот участок тела занимает объемистая **жаберная область**, вмещающая дыхательный аппарат. Ясно выраженная шея появляется только при переходе к легочному дыханию, что сопровождается редукцией жабер.

Далее следует основная часть тела животного — **туловище**, заканчивающееся в области анального отверстия или клоаки. В туловище имеются полости, в которых располагаются его основные органы, или **внутренности**. У млекопитающих туловище делится на **грудную** и **брюшную** области; в первой, ограниченной ребрами (грудная клетка), расположены сердце и легкие, а во второй —

большая часть пищеварительного тракта; однако у низших позвоночных такого ясно выраженного разделения нет.

У большинства беспозвоночных с двусторонней симметрией пищеварительная трубка тянется почти по всей длине тела. В отличие от этого у позвоночных пищеварительный тракт и другие внутренние органы заканчиваются далеко не достигая конца тела. Позади туловища у них, как правило, имеется длинный хвост, или **хвостовой отдел**, состоящий из скелета и мышц, но лишенный внутренних органов. Наличие хвоста, расположенного за анальным отверстием, — один из типичных признаков позвоночных, появившийся, по-видимому, на ранней стадии эволюции хордовых. Само собой разумеется, что у примитивных водных позвоночных хвост служит главным органом поступательного движения. У наземных животных он играет менее важную роль, однако у многих амфибий и рептилий хвост хорошо развит, достигает значительной длины и довольно толстый у основания. У млекопитающих хвост обычно сохраняется, хотя и в виде тонкого придатка. У птиц хвост сильно укорочен и функционально замещен хвостовыми перьями, отходящими от его остатка. У некоторых форм — лягушек, человекообразных обезьян и человека — наружного хвоста нет вовсе.

**ЖАБРЫ** Одним из наиболее важных, а быть может, и самым важным отличительным признаком позвоночных и их близких родичей является наличие у зародыша, а в ряде групп и у взрослых особей внутренних жабер, хотя бы жаберных щелей, или карманов, ведущих из передней части пищеварительной трубки, или глотки, наружу. У высших позвоночных жабры функционально замещены легкими, но у зародыша тем не менее имеются жаберные карманы. У низших водных позвоночных жабры служат главным органом дыхания. Многие мелкие беспозвоночные, тело которых покрыто мягкими оболочками, получают необходимое им количество кислорода, поглощая его через эти оболочки. Однако животным, тело которых покрыто твердой оболочкой или заключено в раковину, а в особенности крупным формам с небольшой по сравнению с их массой поверхностью, жабры необходимы. Типичные жабры беспозвоночных — это выступающие на поверхности тела перистые образования, как, например, у ракообразных или моллюсков. Жабры же позвоночных представляют собой внутренние структуры, соединенные с пищеварительной трубкой. Вода поступает в глотку (обычно через рот) и выходит наружу через жаберные щели, или мешки; на поверхности этих проходов находятся собственно жабры — мембраны, через которые кровь поглощает из воды кислород и выделяет двуокись углерода. Совершенно иную функцию выполняют жаберные щели у некоторых примитивных родичей позвоночных. У них, как мы увидим, жаберным щелям принадлежит главная роль в собирании пищи; это обстоятельство, по-видимому, объясняет столь необычную среди животных связь органов дыхания с пищеварительным трактом, которая наблюдается у позвоночных.

**ХОРДА** У каждого позвоночного на стадии зародыша имеется хорда — длинный гибкий стержень, занимающий дорсальное положение и тянущийся от головы до хвоста. Во взрослом состоянии у большинства позвоночных хорда либо сильно редуцирована, либо отсутствует вовсе; на ее месте образуется позвоночный столб, или позвоночник. Однако хорда еще прекрасно выражена в некоторых низших группах и служит главной опорной структурой у просто организованных родичей позвоночных (таких, как ланцетник), у которых позвоночник никогда не образуется. Значение этой примитивной опорной структуры



столь велико, что тип, к которому относятся позвоночные и родственные им формы, получил название Chordata (хордовые), подчеркивающее наличие у них хорды.

**НЕРВНАЯ СИСТЕМА.** Продольные нервные стволы развиваются у различных беспозвоночных, обладающих двусторонней симметрией. Однако эти стволы часто бывают парными и располагаются латерально или вентрально. Только у хордовых имеется единственный тяж, расположенный дорсально и тянущийся вдоль всего тела над хордой или над позвонками. Нервные стволы беспозвоночных обычно представляют собой сплошные образования, состоящие из множества нервных волокон (и опорных клеток) и тянущиеся от одного массивного скопления нервных клеток — **ганглия** — к другому. В отличие от этого у хордовых нервный ствол представляет собой полую структуру, не образующую ганглиев; ее полость заполнена жидкостью. У различных беспозвоночных процесс цефализации выразился в концентрации нервных центров с образованием структуры, похожей на мозг. У позвоночных (по-видимому, независимо) в процессе эволюции на переднем конце полого нервного ствола — **спинного мозга** — возник полый **головной мозг** с характерными подразделениями. На голове позвоночных развился ряд характерных и не имеющих точных аналогов у какой-либо группы беспозвоночных **органов чувств**: парные латеральные глаза, а у примитивных форм — один или два дорсальных глаза, расположенных почти по средней линии; органы обоняния, обычно парные; парные уши, первично служащие в качестве органов равновесия.

**ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.** У всех Metazoa (за исключением дегенеративных форм) имеется пищеварительная полость с входным и выходным отверстиями. Правда, многие примитивные Metazoa обладают лишь одним отверстием, которое служит одновременно и ртом, и анальным отверстием. У позвоночных, как и у других высокоорганизованных Metazoa, есть переднее отверстие, служащее для приема пищи, и заднее, через которое выводятся непереваренные остатки. Рот располагается на переднем конце тела и обычно несколько сдвинут к нижней его поверхности. У членистоногих и кольцецов пищеварительный канал доходит до заднего конца тела. У позвоночных же анальное отверстие находится на конце туловища, а затем, как уже говорилось, следует хвостовой отдел, куда этот канал не заходит.

У большинства позвоночных пищеварительная трубка разделена на ряд отделов, несущих различные функции. К числу таких отделов относятся: **рот**, **глотка**, **пищевод**, **желудок** и **кишечник**, в свою очередь подразделяемый у разных животных по-разному. Некоторые низшие позвоночные почти лишены пищевода, а у представителей некоторых групп может не быть даже желудка. У млекопитающих и ряда других позвоночных пищеварительный тракт заканчивается открывающимся наружу **анальным отверстием**, однако у большинства групп в конечный отдел кишечника открываются также протоки мочевых и половых органов. Этот отдел получил название **клоака**.

**Печень** возникает у позвоночных как крупный вентральный вырост пищеварительной трубки. Она служит главным образом для запасаания и переработки питательных веществ, но несет также в некоторой степени и секреторные функции. Несколько сходные с печенью, но довольно разнообразные органы имеются у многих беспозвоночных. У представителей большинства групп позвоночных возле кишечника расположена поджелудочная железа, проток которой открывает-

ся в двенадцатиперстную кишку. Главная функция этой железы заключается в секреции пищеварительных ферментов.

**ПОЧКИ** У многих беспозвоночных имеются органы, сходные с почками и служащие для выведения из организма конечных продуктов азотистого обмена и для поддержания постоянства состава жидкостей, образующих внутреннюю среду организма; обычно это ряд мелких трубчатых структур, называемых нефридиями. У представителя низших хордовых — ланцетника — органами выделения служат нефридии особого типа. **Почечные каналцы**, несущие эту функцию у позвоночных, представляют собой структуры совершенно иного рода; они обычно собраны характерным образом в компактные парные органы — почки, расположенные ближе к дорсальной стороне тела. Разного рода выводные каналы, отходящие от почек, ведут в клоаку или наружу; на этом пути может образоваться **мочевой пузырь**.

**ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ** У позвоночных, как и у представителей многих групп беспозвоночных, мужские и женские особи почти всегда хорошо различаются. Ткани, в которых развиваются половые клетки, образуют **гонады** — семенники или яичники. У всех позвоночных, за исключением наиболее низкоорганизованных, яйцеклетки или сперматозоиды по системе протоков выводятся наружу или приближаются к выходу (часто через клоаку); у многих животных в половых протоках самки имеются особые области, в которых происходит выделение скорлупы или развитие зародыша.

**КРОВЕНОСНАЯ И ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМЫ** У позвоночных, как и у многих беспозвоночных, имеется хорошо развитая система, содержащая одну из жидкостей тела — кровь; эта система состоит из трубок — **сосудов** и насоса — **сердца**, обеспечивающего кровообращение. Сердце позвоночных представляет собой единую структуру, расположенную на вентральной стороне в передней части тела. Кровеносная система некоторых беспозвоночных относится к незамкнутому типу: кровь перекачивается из сердца к тканям по сосудам, но затем выходит из них и возвращается в сердце, просачиваясь через ткани, т. е. не будучи заключена в сосуды. У позвоночных, как и у некоторых из наиболее высокоорганизованных беспозвоночных, система кровообращения замкнутая; кровь не только разносится от сердца к разным органам по сосудам, называемым **артериями**, но и возвращается к сердцу также по сосудам — **венам**, после того как проходит через ткани по тончайшим трубкам — **капиллярам**. У большинства позвоночных имеются также **лимфатические сосуды**, образующие еще одну систему, с помощью которой жидкость из межклеточных пространств возвращается к сердцу. В крови многих беспозвоночных растворены металлысодержащие пигменты, осуществляющие перенос кислорода. Почти у всех позвоночных переносчиком кислорода служит железосодержащий пигмент **гемоглобин**; кроме того, этот пигмент не просто растворен в крови, а заключен в **эритроцитах** (в крови имеются и другие клетки — **лейкоциты**, несущие иные функции).

У кольчатых червей кровь направляется к передней части тела по дорсальной стороне, а возвращается к тканям по вентральной стороне. У позвоночных картина обратная: кровь от сердца направляется вперед и вверх (проходя у примитивных форм через жабры) и назад по дорсальной стороне, достигая органов, расположенных в туловище, и хвоста, а обратный ток крови — от пищеварительного тракта — происходит главным образом по со-

судам, расположенным вентральнее кишечника (хотя важны также и дорсальные вены).

**ЦЕЛОМ.** У некоторых беспозвоночных пространство между внутренними органами заполнено тканью. У других, однако, образуются заполненные водянистой жидкостью полости, называемые **целомическими полостями**, в которых располагается большая часть главных органов. Такая картина характерна и для позвоночных. Обширная **брюшная (перитонеальная) полость** занимает большую часть туловища; в ней находятся почти весь пищеварительный тракт и различные другие органы, вдающиеся в нее (половые органы и органы выделения). В передней части тела расположена **околосердечная (перикардальная) полость**, в которой лежит сердце; у млекопитающих и легкие заключены в обособленные **плевральные полости**.

**МЫШЦЫ.** Мышцы позвоночных делятся на два типа — **поперечнополосатые** и **гладкие**, резко различающиеся по гистологическому строению и по местоположению в организме. К первым относится, грубо говоря, вся произвольная мускулатура головы, туловища, конечностей и хвоста, а также мышцы жаберной области; более диффузно расположенные гладкие мышцы входят в состав стенок пищеварительного тракта и кровеносных сосудов. Сердечная мышца по своему гистологическому строению занимает во многих отношениях промежуточное положение между этими двумя типами. Поперечнополосатые мышцы туловища в отличие от большинства других систем органов закладываются в виде ряда сегментарных зачатков.

**СКЕЛЕТ.** У всех позвоночных в состав скелета входят твердые вещества, и у всех, за исключением некоторых вторично уклоняющихся групп, он образован, по крайней мере частично, костной тканью. Поверхностные части скелета — **кожный покровный скелет** — функционально соответствуют панцирю некоторых беспозвоночных и обычно состоят из кости; внутренние скелетные структуры — **эндоскелет** — у зародышей состоят из **хряща**, который во взрослом состоянии, как правило, замещается костью. Сходные с хрящем материалы обнаружены у некоторых беспозвоночных, однако **костная ткань** имеется только у позвоночных. По текстуре и микроструктуре она отличается от типичных хитиновых или известковых материалов скелета беспозвоночных. Минеральным компонентом кости чаще всего является фосфат кальция, тогда как в скелетные структуры большинства (но не всех) беспозвоночных кальций входит в виде карбоната.

**КОНЕЧНОСТИ.** У большинства позвоночных имеются две пары конечностей — **передние** и **задние** — в форме плавников или ног, достигающие наибольшего развития у высокоорганизованных представителей этой группы. Однако у низших позвоночных, как ныне живущих, так и вымерших, конечности развиты слабо или вообще отсутствуют, а поэтому их нельзя считать абсолютно характерным признаком. У некоторых специализированных форм они утрачиваются. В конечностях позвоночных имеются (в отличие от ног членистоногих) внутренние скелетные элементы, к которым сверху и снизу прикреплены мышцы, обеспечивающие их движения.

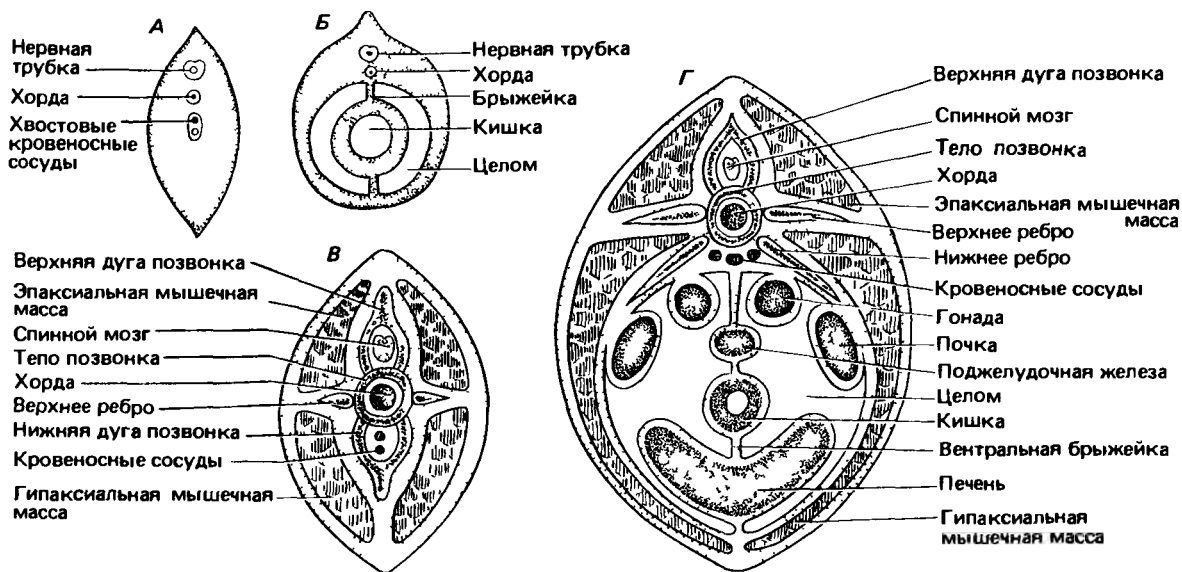
**СЕГМЕНТАЦИЯ.** Обширные типы беспозвоночных — *Arthropoda* и *Annelida* — замечательны наличием у них **метамерии** — многократного повторения частей тела в длинной серии сегментов, или члеников, тела. У кольчатых червей сегментация ясно выражена, а у членистоногих она может быть в

большей или меньшей степени завуалирована у взрослых форм, но хорошо заметна у зародышей или личинок.

Позвоночные также сегментированы, но в ограниченной степени, и сегментация у них возникла, по-видимому, независимо от ее развития в тех группах беспозвоночных, у которых она затрагивает все структуры — от кожи до кишечника. Ни кожа, ни пищеварительный тракт позвоночных не сегментированы; метамерия затрагивает у них прежде всего мышцы туловища. Поскольку, однако, эти мышцы прикрепляются к частям скелета и снабжены нервами, значительная часть скелета и нервной системы приобрела сегментарный характер.

**ТЕЛО В РАЗРЕЗЕ** (рис. 2). Мы отметили некоторые из наиболее важных черт строения тела позвоночных, обратив во многих случаях особое внимание на местоположение той или иной структуры относительно переднего и заднего концов тела. Теперь можно вкратце рассмотреть общее строение тела, как оно представляется на поперечном разрезе.

В структурном отношении наиболее просто организованный отдел — это хвост, который у большинства групп позвоночных хорошо развит. На поперечном разрезе (рис. 2, *А* и *В*) хвост обычно имеет вид овала, покрытого по периметру кожей. Несколько выше центра видна хорда или же тело позвонка, которое обычно замещает хорду у взрослых особей, а над ними — поперечное сечение нервной трубки; эти две структуры всегда расположены в непосредственной близости. Полость тела и находящиеся в ней внутренние органы в хвосте отсутствуют; они в некотором смысле представлены здесь хвостовыми кровеносными сосудами, лежащими под хордой. Почти вся остальная часть хвоста занята мускулатурой, или мышечной массой, обычно



Поперечные срезы тела позвоночного *А* и *Б* Сильно упрощенные срезы на уровне хвоста и туловища, на которых показано общее строение туловища в виде двойной трубки (*Б*); в хвостовой части «внутренняя трубка», т. е. кишка, отсутствует (*А*) *В* и *Г*. Более подробные схемы срезов хвоста и туловища с указанием типичного расположения основных структур

мощной. Сверху и снизу эта мышечная масса разделена вертикальной перегородкой на правую и левую половины.

Типичный поперечный срез через туловище выглядит гораздо сложнее, даже если он изображен в виде самой обобщенной схемы, как на рис. 2, Б. Туловище — это в сущности система из двух вставленных одна в другую трубок, которые довольно приблизительно можно сравнить с крышкой и камерой автомобильной шины. Наружная трубка содержит в себе все главные элементы, видные на разрезе хвоста: хорду, спинной мозг и лежащую по обе стороны от них мускулатуру, покрытую снаружи кожей. Чтобы представить себе внутреннюю трубку, допустим, что небольшая область, лежащая в хвостовом отделе под хордой и вмещающая только кровеносные сосуды, очень сильно растянулась и превратилась во вторичную целомическую полость тела. С образованием этой полости наружная «трубка» туловища приобретает помимо наружной также и внутреннюю поверхность. Полость тела выстлана **брюшиной** (перитонеумом); та часть брюшины, которая образует внутреннюю поверхность наружной трубки, называется **париетальным листком брюшины**. Часть наружной трубки между целомической полостью и поверхностью тела образует его стенку.

«Внутренняя трубка» — это главным образом трубка пищеварительного тракта. Ее наружную поверхность, обращенную к полости тела, покрывает часть брюшины, называемая **висцеральным листком**, а внутреннюю поверхность — эпителий, выстилающий пищеварительный тракт. Между этими двумя слоями, подобно мышечной ткани стенки тела, лежат гладкие мышцы и соединительная ткань. У зародыша кишечник прикреплен к «наружной трубке» спинной и брюшной **брыжейками** — тонкими листками ткани, ограниченными с обеих сторон брюшиной. Спинная брыжейка (лежащая над кишкой) обычно сохраняется у взрослого животного, а брюшная часто исчезает почти целиком.

В одной из последующих глав подробно описывается расположение органов в полости тела, однако здесь следует сказать об этом несколько слов. На рис. 2, Г показано, что от кишечной трубки отходят различные выросты; наиболее важные из них — печень (вентральный вырост) и поджелудочная железа (дорсальный вырост). Это (теоретически и, во всяком случае, у зародыша) — срединные структуры, развивающиеся в брюшной и спинной брыжейках. Кроме того, в полость тела выступают и другие органы, но они образуются из тканей, лежащих снаружи от нее. У многих групп в брюшную полость с обоих верхних боковых краев выпячиваются почки и также сверху, но более медиально вдаются половые органы — яичники или семенники. Следует отметить, что относительная величина полости тела на самом деле гораздо меньше, чем показано на эт. и на других схемах, и внутренности практически целиком занимают все имеющееся пространство.

## НАПРАВЛЕНИЯ И ПЛОСКОСТИ

Тело позвоночного в целом характеризуется двусторонней симметрией, однако из этого общего положения имеется ряд исключений. Органы, первоначально лежавшие по средней линии, могут быть смещены: сердце может лежать несколько эксцентрично, брюшная часть пищеварительного тракта —

желудок и собственно кишечник — обычно бывает извитой, а кишечник может быть сложно и асимметрично свернут. Кроме того, парные структуры, лежащие справа и слева, иногда заметно различаются; например, у птиц во взрослом состоянии функционирует только один (левый) яичник. Еще более асимметричны камбалы, у которых тело сжато с боков и сплющено таким образом, что в роли верхней и нижней его поверхностей оказываются правая и левая стороны.

Как теоретически, так и практически тело животного можно рассечь различным образом под различными углами. Если рассечь тело поперек, как обычно нарезают колбасу, то плоскость среза называют **поперечной** или **трансверсальной**. При вертикальном продольном разрезе от рыла до хвоста плоскость среза будет **сагиттальной**. Иногда плоскость называют сагиттальной (среднесагиттальной) только при условии, что разрез действительно проходит по средней линии тела, а аналогичные разрезы по обе стороны от этой линии называют парасагиттальными; однако нередко все эти разрезы рассматривают как серию сагиттальных разрезов в широком смысле. Третий из основных разрезов проходит также по длине тела, но в горизонтальной плоскости, разделяя тело на дорсальную и вентральную части. Такой срез называется **фронтальным**, поскольку он параллелен «лбу» животного.

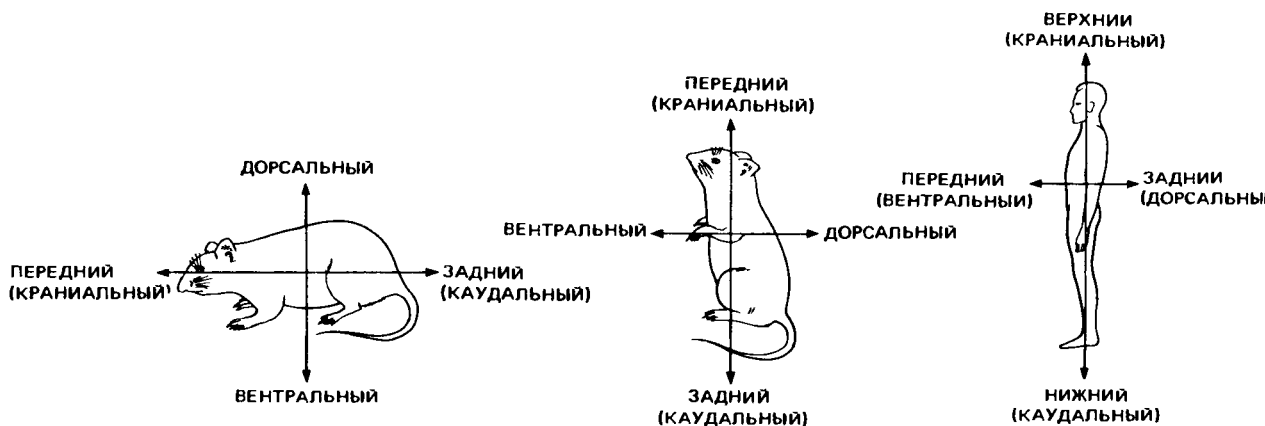
Для описания относительного расположения различных частей тела и органов и их обозначения необходим ряд терминов, указывающих определенное местоположение или направление.

Головной и хвостовой концы тела у большинства позвоночных определяют направление, в котором или против которого обычно перемещается животное. **Передний** [anterior] и **задний** [posterior] — обычные термины, указывающие положение по отношению к направлению движения; термины **краниальный** и **каудальный** используются реже<sup>1</sup>, но являются по существу синонимами терминов передний и задний. Верхнюю и нижнюю поверхности тела принято называть **дорсальной (спинной)** и **вентральной (брюшной)**. Местоположение на поперечной плоскости указывают, разумеется, относительно средней линии; **медиальный** означает расположенный ближе к средней линии, а **латеральный** — более удаленный от нее.

Четвертая пара терминов, имеющих менее точный смысл, но весьма широко используемых, — это термины **проксимальный** и **дистальный**. Первый из них относится к той части какой-либо структуры, которая расположена ближе к центру тела или к какой-либо важной точке отсчета; второй — к части, более удаленной от центра. Применимость этих терминов для конечностей и хвоста очевидна. К частям головы или туловища они менее приложимы, хотя можно говорить, например, о проксимальных и дистальных участках нервного волокна по отношению к спинному или головному мозгу, о проксимальных и дистальных участках артерий по отношению к сердцу, принимаемому за центр, и т. п.

Таким прилагательным, обозначающим относительное положение, соответствуют наречия, передающие направления перемещений (например, вент-

<sup>1</sup> В последние десятилетия популярность этих терминов возросла, и они даже получили предпочтение в некоторых номенклатурных руководствах. — *Прим. ред.*



Схема, поясняющая различия в терминах, используемых при описании тела человека и остальных позвоночных.

рально, краниально), в том числе, латинские, оканчивающиеся на *ad* (например, *caudad* — в каудальном направлении).

Основные термины, указывающие направление, — передний, задний, дорсальный и вентральный — без всяких осложнений применимы почти ко всем известным позвоночным. Исключение составляет человек — отклоняющаяся форма с вертикальным положением тела, для описания строения которого нужны иные термины.

Печально, что так обстоит дело с терминологией, имеющей самое широкое применение в анатомии человека (рис. 3). Головной и «хвостовой» концы тела у человека вследствие его вертикального положения находятся вверху и внизу, а не спереди и сзади и называются **верхним** [*superior*] и **нижним** [*inferior*] концами, а не передним и задним. Можно было бы, конечно, вместо этих слов пользоваться терминами краниальный и каудальный, однако медикам эта пара нравится так же мало, как и многим сравнительным анатомам. Положение осложняется еще и тем, что *superior* и *inferior* означают в переводе с латинского «верхний» и «нижний»; поэтому в сравнительной анатомии их иногда используют как синонимы терминов дорсальный и вентральный. И совсем уже плохо, что применительно к человеку прилагательные «передний» и «задний» широко используют без всякой на то нужды вместо «дорсальный» и «вентральный», т. е. спинную сторону называют «задней», а брюшную — «передней». Таким образом, эта пара терминов может иметь неоднозначный смысл в анатомии человека и при более обычном употреблении, создавая путаницу. Так, например, у каждого спинномозгового нерва есть два корешка (см. рис. 386). Анатомы называют эти два корешка у человека задним и передним. Но если нейрофизиолог, работающий, скажем, на крысах, попытается применить ту же терминологию, он явно окажется в нелепом положении: ни тот, ни другой корешок не является «передним» или «задним» по отношению к другому. Между тем называть эти нервные корешки и у человека, и у крысы дорсальным и вентральным и разумно, и логично. Давно укоренившиеся обычаи, сколь бы они ни были алогичны, трудно разрушить; однако при проведенной недавно ревизии анатомической номенклатуры человека было решено пользоваться в таких случаях терминами дорсальный и вентральный.

## ПОНЯТИЕ ГОМОЛОГИИ

Еще на заре зоологических исследований было замечено, что для каждой крупной группы животных характерен некий общий план, лежащий в основе строения их тела. У многих или даже у всех членов данной группы можно распознать одни и те же органы, хотя нередко они сильно модифицированы по величине, форме или даже функции в соответствии с различиями в поведении или образе жизни животных. Признание биологами в шестидесятых и семидесятых годах прошлого века эволюционного принципа вложило реальный смысл в понятие гомологии, а именно, что конкретные органы ныне живущих представителей данной группы животных происходят, хотя и с более или менее выраженными изменениями, от идентичных в своей основе органов, имевшихся у их общего предка. На протяжении нескольких десятилетий выявление гомологий было ведущей темой зоологических исследований.

Многие из таких исследований привели к неожиданным и волнующим результатам. Оказалось, например, что три маленькие слуховые косточки, имеющиеся в нашем собственном среднем ухе (см. т. 2, с. 240), когда-то составляли часть челюстного аппарата наших рыбообразных предков, а появились они еще раньше, чтобы служить частью каркаса жабер у исходных позвоночных. Мышцы, помогающие нам улыбаться или хмурить брови, ведут свое начало от мышц, с помощью которых наши рыбообразные пращуры прокачивали воду через жабры.

Гомологичные органы идентичны (одинаковы) в ряду изученных форм. Но что мы имеем в виду под словом «одинаковы»? Можно безотчетно верить, что из поколения в поколение, подобно фамильной реликвии, передается в точности та же самая масса материала, те же конечность, легкое или кость. Такое представление, несмотря на всю его абсурдность, очевидно, подсознательно владело умами многих исследователей. На самом же деле, конечно, каждый орган воссоздается заново в каждом поколении, и идентичность между гомологами всегда основана на идентичности или сходстве процессов развития, в результате которых они возникают.

Генетика создает прочную основу для интерпретации процессов развития. Эти процессы контролируются мельчайшими наследственными структурными единицами — **генами**, число которых в хромосомах каждой клетки животного достигает по крайней мере нескольких тысяч. Развитие каждой отдельной особи направляется генами, которые она получает через оплодотворенное яйцо от родительских особей. Каждый ген может оказывать влияние на развитие ряда структур или частей тела; в свою очередь на развитие каждого органа оказывает влияние значительное число генов. Если гены остаются неизменными из поколения в поколение, то и развивающийся орган будет оставаться неизменным (не считая изменений, возникающих в результате воздействия на организм внешних факторов; такие изменения могут быть очевидными, но не наследуются ни одним из последующих поколений), и в таких случаях гомология будет абсолютной.

Однако гены подвержены изменениям — так называемым **мутациям**, вызывающим изменения в структурах, на развитие которых оказывают влияние эти гены. Если мутации вызывают незначительные эффекты и проис-



ходят всего в нескольких генах, участвующих в развитии данного органа, то в нем возникнут лишь небольшие изменения и его гомологичность родительскому типу останется очевидной. Если же мутации многочисленны и обладают выраженным эффектом, то орган может радикально измениться и его происхождение станет гораздо менее ясным. В некотором смысле изучение гомологии органов — это просто изучение явлений, порожаемых генами. Если бы генетическая конституция всех типов животных была хорошо известна, то гомологичность структур можно было бы устанавливать на основе степени идентичности генов, участвующих в развитии этих структур. Однако этот вопрос не имеет практического значения, потому что число животных, генетическая конституция которых изучена сколько-нибудь удовлетворительно, очень мало, и вряд ли нам когда-нибудь удастся расширить диапазон наших знаний до необходимого уровня.

Каковы же критерии, достаточно надежные для установления гомологии? Функция не может служить надежным указателем, так как явно гомологичные органы у двух животных могут использоваться совершенно по-разному. Как показывают наблюдения, форма, размеры или окраска данной структуры также не могут служить надежным критерием. Более полезны для идентификации сходство общего анатомического местоположения и пространственные отношения с соседними органами. Наилучшим же критерием служит сходство процессов развития. Процессы эмбрионального развития позвоночных консервативны, и нередко гомология органов, сильно различающихся во взрослом состоянии, выявляется благодаря их сходству на ранних стадиях развития.

Под гомологией обычно имеется в виду идентичность структуры. Некоторые исследователи предлагали расширить это понятие, распространив его и на функциональную идентичность. Это предложение, однако, не получило общего признания. Применительно к функции термин аналогия в некоторых отношениях параллелен гомологии; аналогичными называют органы, обладающие сходными функциями. Смысл этого термина, однако, несколько ограничен, так как в своем обычном применении он подразумевает, что рассматриваемые органы негомологичны. Например, наши легкие и жабры рыб по своей функции аналогичны, поскольку и те и другие служат для дыхания, однако это совершенно различные, т. е. негомологичные, структуры.

## АДАПТАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Различные изменения, которым подверглись морфологические структуры позвоночных, и различные функции, которые они на себя приняли, возникли, разумеется, в результате эволюции. Сравнительное изучение позвоночных невозможно проводить без того, чтобы сформулировать некую общую концепцию природы эволюционных процессов. Совершенно ясно, что большая часть структурных и функциональных изменений в организме позвоночного представляет собой адаптации к той или иной среде или образу жизни. Как же возникали эти адаптации? Для того чтобы по-настоящему рассмотреть этот вопрос, понадобилась бы отдельная книга; здесь мы можем лишь в общих чертах обрисовать характер соответствующих проблем и те интерпретации, которых придержи-

вается большинство; библиография содержит ссылки на более подробные работы на эту тему.

Мы иногда легкомысленно говорим об адаптивных изменениях так, будто животное само «стремится» к ним или же будто его потребности или желания сами по себе вызывают к жизни новые структуры или структурные изменения. Можно, например, сказать, что для рыбы была бы выгодной способность ходить по земле, и вот некоторые рыбы сделали себе ноги; было бы «славно», если бы у ранних предков коровы развились зубы, способные лучше справляться с зерном и травой, — и вот зубы срочно стали крупнее.

Абсурдность таких представлений очевидна. Однако они не очень далеки от некоторых эволюционных теорий, признававшихся в прошлом и до сих пор еще находящихся сторонников. Эти теории не признают естественной природы эволюции, а приписывают происходящие изменения либо какому-то «внутреннему побуждению» организма, либо «предначертаниям» некой сверхъестественной силы. Ненаучность таких теорий делает невозможным их опровержение с научных позиций; однако мы вправе искать более разумное объяснение эволюции, основанное на установленных фактах. Если кто-то станет нас уверять, что в автомобильном моторе сидит маленький невидимый чертик, заставляющий его работать, мы не сможем это опровергнуть. Однако, согласившись с существованием этого чертика, мы ничего не выигрываем и поэтому предпочитаем объяснять работу мотора, исходя из законов механики, природы электрического тока и неустойчивой структуры молекул углеводородов.

Более правдоподобное объяснение эволюционных изменений строения животных выдвинул почти два века назад Ламарк (Lamarck), который признавал наследование признаков, приобретенных в результате упражнения или неупражнения органов. Согласно теории Ламарка, предки жирафа вытягивали шею, чтобы добраться до листьев на верхних ветках деревьев; в результате такого вытягивания из поколения в поколение шея у жирафов удлинилась, и этот признак превратился в наследственный. Если ящерицы, послужившие предками змей, перестали использовать ноги для передвижения, то воздействие неупражнения, накапливаясь, должно было в конечном итоге привести к утрате конечностей. Эта привлекательная теория кажется простой, разумной и естественной. Но в настоящее время она не заслуживает внимания. Не вдаваясь в подробности, можно сказать, что, несмотря на многократные попытки, никто не сумел привести никаких убедительных доказательств наследования какого-либо приобретенного признака в соответствии с теорией Ламарка. Размеры или сложность структур, усиленно используемых данным животным, нередко с течением времени действительно возрастают, а бесполезные или мало используемые структуры могут уменьшаться. Но никаких данных, которые указывали бы на то, что употребление или неупотребление определенных частей тела особи оказывает влияние на строение ее потомков, нет.

Генетические данные ясно показывают, что эволюционные изменения обусловлены мутациями. Иногда мутации вызывают довольно значительные эффекты, но в большинстве случаев изменения бывают несущественными; так, например, у плодовой мухи известна мутация, все внешнее проявление которой сводится к расщеплению одной щетинки. В настоящее время мы располагаем немалыми сведениями относительно химического строения веществ, участвующих в мутационном процессе, а также относительно химических и

физических факторов (таких, как ионизирующее излучение), которые играют в этом важную роль. Эти вопросы, очень интересные сами по себе, не имеют существенного значения для понимания эволюции, и поэтому мы их здесь рассматривать не будем. Однако что касается их отношения к эволюционным теориям, то тут следует ясно представлять себе два обстоятельства. Во-первых, нет никаких данных, которые бы указывали на «предначертанность» или «направленность» мутаций. Они, по-видимому, носят совершенно случайный характер, а не направлены в какую-либо определенную сторону. Некоторые из них бывают благоприятными, однако в большинстве случаев они явно вредны, а нередко и летальны. Во-вторых, нет никаких данных о связи между мутациями и употреблением или неупотреблением органов, признаки, приобретенные данным индивидуумом, не оказывают никакого специфического воздействия на характер мутаций, претерпеваемых генами, находящимися в почтовых клетках, т. е. на те мутации, эффект которых передается потомкам.

Таким образом, мутационный процесс — это, очевидно, всего лишь слепое случайное изменение. Однако эволюция позвоночных определенно привела к полезным, адаптивным изменениям. Каким образом мутационный процесс мог привести к подобным результатам?

Начало нашим современным представлениям об эволюции положил труд Дарвина «Происхождение видов», опубликованный в 1859 г. Дарвин не только привел в нем массу доказательств того, что эволюция действительно происходит, но и впервые изложил убедительную теорию о том, *как* она происходит, эту теорию он назвал **теорией естественного отбора**. В ее основе лежат наблюдения Дарвина об изменчивости, присущей всем видам животных и растений, и о наследуемости соответствующих изменений. Это очевидные и общепринятые представления: подобное порождает подобное. Далее, виды в природе обычно размножаются таким образом, что их численность возрастала бы в геометрической прогрессии, если бы не существовало каких-то сдерживающих факторов (самка трески выметывает в год от двух до девяти миллионов икринок, теоретически возможные последствия такой плодовитости просто пугают). Поскольку заметного увеличения численности у большинства видов *не наблюдается*, «детская смертность», очевидно, очень велика. Дарвин постулировал, что на способность данного животного к выживанию оказывают влияние небольшие различия. Те различия, которые в эволюционном смысле «лучше», т. е. способствуют выживанию, если они будут унаследованы, в последующих поколениях будут встречаться чаще. В конечном счете эти различия станут нормой, т. е. возникнут «новые» признаки.

Основные законы генетики были фактически открыты Менделем в 1865 г., и во времена Дарвина они не были известны, поэтому Дарвин в сущности не имел представления о механизме наследственности (некоторые из его идей на этот счет были просто неверны). В настоящее время законы наследственности общеизвестны, и их можно найти в любом учебнике. Суть их состоит в том, что наследственные признаки не «смешиваются», а передаются с помощью более или менее дискретных единиц, или генов. Для каждого «признака» (в генетическом смысле отдельный признак животного может зависеть от многих генов) любое животное (за некоторыми исключениями, которых мы здесь касаться не будем) получает по одному гену от каждой из родительских особей. Когда это животное в свою очередь производит половые клетки (яйцеклетки

или сперматозоиды), каждая такая клетка содержит один из двух родительских генов. Иногда структура генов или их свойства могут изменяться; это изменение и есть мутация, причем мутантная форма данного гена передается по наследству. Мутации генов или новые комбинации существующих генов определяют новые признаки, которые могут повысить вероятность выживания потомка, а могут, напротив, и понизить ее.

Совершенно очевидно, что все это не так просто и что следует принимать во внимание многие сложности. Во-первых, лишь в редких случаях можно считать данный признак безусловно «хорошим» или «плохим». Его ценность (или отсутствие таковой) для животного зависит от среды, в которой оно обитает. Густой мех — несомненное благо для любого млекопитающего, живущего в Арктике, но для млекопитающего тропиков он был бы крайне нестати. Некоторые признаки обычно бывают благоприятными (например, более совершенная терморегуляция), другие — нет (например, признаки, нарушающие нормальный ход развития), однако такие признаки, вероятно, редки. Итак, с изменением условий среды признаки, которые прежде подвергались отрицательному отбору, могут оказаться полезными и будут сохраняться отбором.

Во-вторых, было бы чрезмерным упрощением считать, что такой признак, как голубые глаза, будет унаследован при наличии соответствующего гена. Потенциальная возможность развития голубых глаз может быть унаследована, но будут ли глаза голубыми на самом деле, зависит от многих других факторов. Недостаток какого-либо определенного компонента пищи может понизить способность животного к выработке соответствующего пигмента, или, если выбрать крайний пример, какие-то обстоятельства могут вообще воспрепятствовать развитию глаз, тогда невозможность голубых глаз очевидна.

В-третьих, «отбирается» не какой-нибудь отдельный признак. Выживает или гибнет животное как целое и *все* его признаки должны способствовать его выживанию и размножению, потому что только в этом случае его «хорошие» гены могут быть переданы последующим поколениям. Отдельные признаки должны быть не только благоприятными; необходимо, чтобы они действовали согласованно, слагаясь в хорошо интегрированное целое. Таким образом, когда говорят, что тот или иной признак благоприятен и поэтому сохраняется отбором, следует помнить о всех участвующих в этом промежуточных этапах, которые обычно опускаются. Такие «сокращения» сберегают время, и мы будем часто прибегать к этому приему, как это делается и в других книгах, но об этом всегда следует помнить.

В-четвертых, гены обычно представлены в клетках каждого животного в двух экземплярах (по одному от каждой из родительских особей); если члены данной пары генов различаются по своим потенциам, то один из них обычно доминирует над другим в своем воздействии на структуры или функции, которые они контролируют. Совершенно очевидно, что отбор не может влиять на более «слабый» из такой пары генов (его называют **рецессивным**), за исключением тех случаев, когда оба члена данной пары рецессивны. Нетрудно понять поэтому, что, если в популяции животных закрепился рецессивный мутантный ген, его практически невозможно элиминировать, даже если он крайне неблагоприятен. Вполне вероятно, что при наличии многочисленных переменных такого рода могут возникнуть обстоятельства (особенно в случае изменения среды), при которых известные «подавленные» варианты или их сочетания окажутся в ко-

нечном итоге весьма благоприятными, если им удастся проявиться у какого-либо индивидуума и если это вызовет эволюционное изменение в популяции в целом. В генофонде каждой популяции, по-видимому, имеется известный запас потенциальной изменчивости, которая в довольно значительной степени обеспечивает этой популяции возможность адаптироваться к новым условиям без участия новых мутаций.

Описанный здесь механизм эволюции позволяет объяснить многие тенденции, наблюдаемые в филогении позвоночных и других организмов. При наличии случайных мутаций естественный отбор оказывает мощное действие, элиминируя неприспособленные формы и сохраняя лучше приспособленные, в половых клетках которых произошли одна или несколько полезных мутаций. С течением времени происходит дивергенция видов по структурным и другим признакам. Формы, принадлежащие к различным географически изолированным популяциям, испытывают воздействия различных условий среды, а поэтому отбор направлен на сохранение различных признаков. Кроме того, возникающие у них мутации, которые затем подпадают под действие отбора, по всей вероятности, не будут одинаковыми. По прошествии достаточного (и различного) периода времени эти популяции дивергируют и превратятся в разные виды, семейства и т. д. **Параллелизм и конвергенция** — случаи, когда две группы животных изменяются независимо одна от другой, но одинаковым образом, или же происходят от несходных предков, но становятся сходными в результате изменения, — могут отражать отбор на сходные признаки для решения сходных проблем. И летучие мыши, и птицы летают с помощью крыльев; их крылья обладают известным сходством, но развились из передних конечностей совершенно независимо. Такое сходство, во всяком случае в теории, никогда не бывает полным. Летучие мыши остаются млекопитающими, а птицы — птицами; признаки, непосредственно не связанные с крыльями, характерны для каждой из этих групп и совершенно несходны.

Отсутствие полного сходства существенно также для «закона» о необратимости эволюции. Животные никогда не могут вернуться к предковому состоянию, потому что среда никогда не станет в точности такой, как прежде; уже одно присутствие данной формы, изменившейся по сравнению с предковой, делает среду иной. Кроме того, крайне маловероятно, что все необходимые мутации возникнут в той очередности, которая была бы необходима для повторения истории в обратном порядке. Конечно, различные структуры, возникающие в процессе эволюции, могут быть затем утрачены. В известном смысле это возврат, но весьма незначительный. Некоторые параллелизмы очень похожи на обратное развитие; классическим примером служит веретеновидная форма тела и общий облик акул, ихтиозавров (вымершие рептилии) и дельфинов. Однако дельфины явно *не вернулись* при этом к рыбам. Это вполне порядочные млекопитающие, дышащие легкими, а не жабрами, с хорошо развитыми большими полушариями, а не с примитивным головным мозгом, с метанефрическими, а не мезонефрическими почками и т. д. Как бы млекопитающее не было похоже на рыбу, превратиться в настоящую рыбу ему совершенно невозможно.

Различия, сохраняемые отбором, могут быть очень мелкими, а необходимое для этого давление отбора до удивления невелико. Разработаны разные сложные математические формулы, чтобы показать изменения, возникающие при различных уровнях отбора или исходных частотах различий, однако с помощью

карандаша и бумаги (или микрокалькулятора) можно за несколько минут убедиться, что это действительно верно. Необходимые для осуществления эволюции шансы особей на успех вовсе не определяются законом «все или ничего», а потому доводы со ссылками на него («это различие слишком мало, чтобы иметь значение») просто несостоятельны.

Еще одно и последнее замечание по поводу этой теории и вытекающих из нее следствий: отбор — это не что иное, как мера дифференциального успеха размножения; в нем нет ничего телеологического, «целенаправленного». Отбор может лишь адаптировать животное к условиям, имеющимся в данной среде. Несмотря на это, часто можно встретить термин **преадаптация**. Он обозначает ситуацию, при которой признак или группа признаков возникли под влиянием отбора, поскольку обладали непосредственным адаптивным или селективным преимуществом; впоследствии, когда условия изменятся, эти же самые признаки окажутся еще более благоприятными и дадут возможность животному выжить в новых условиях или же адаптироваться к ним каким-то иным образом. Например, легкие имеют важное значение почти для всех наземных позвоночных и, по-видимому, возникли до того, как эти животные перешли к жизни на суше. Однако, для того чтобы стало возможным их возникновение, они должны были быть (и были) адаптивными уже в первоначальной водной среде. Их последующее использование животным на суше было в некотором смысле случайной — пример, так сказать, прозорливости эволюции.

### ОТНОШЕНИЕ ПОВЕРХНОСТИ К ОБЪЕМУ

В любой группе животных крупные и мелкие формы заметно различаются по относительным размерам различных частей или органов. Причина многих таких различий в пропорциях объясняется одним принципом геометрии, который столь очевиден, что его нередко упускают из виду, а именно, с *изменением размеров животного (или любого другого объекта) площадь поверхности увеличивается (или уменьшается) пропорционально квадрату линейных размеров, а объем изменяется пропорционально их кубу.*

Этот принцип имеет широкое применение в морфологии животных, потому что отношение поверхность—объем приходится определять при изучении различных структурных и функциональных признаков позвоночных. Например, 1) прочность конечности (как и любого поддерживающего столба) пропорциональна ее поперечному сечению, которое изменяется пропорционально квадрату ее линейных размеров, а вес, который она поддерживает, пропорционален кубу линейных размеров; отсюда следует, что у слона не может быть таких ног, как у газели. 2) Количество пищи, необходимое животному в активном состоянии<sup>1</sup>, примерно пропорционально его объему, а количество пищи, которое может всасываться в кишечнике, зависит от площади всасывающей поверхности. Поэтому у крупных животных кишечник непропорционально удлинен или же имеет усложненное строение, что приводит к необходимому увеличению площади его внутренней поверхности.

<sup>1</sup> Мы подчеркиваем — активное состояние, основной обмен в состоянии покоя — совершенно иное дело

## АНАТОМИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

При изучении морфологии позвоночных на студента обрушивается масса незнакомых анатомических терминов, приводя его в замешательство. Это огорчительно, но неизбежно. У позвоночных имеется множество структур, и многие из них не имеют обиходных названий. Даже если такие названия и существуют, они часто довольно расплывчаты и используются в повседневной жизни весьма произвольно. Кроме того, желательно располагать некоторой международной системой терминов, имеющих единый смысл для ученых любой страны.

На заре анатомических исследований все научные труды, само собой разумеется, писались только на латинском языке. Поэтому в тех случаях, когда для данной анатомической структуры уже имелось латинское название, его за ней закрепляли; если же названия не было, то создавалось латинизированное слово из греческих или латинских корней. Некоторые замечания о формировании анатомических терминов высказаны в приложении 2. В настоящее время латинский перестал служить международным языком для научных трудов, но сохранил свое значение для анатомических (и многих других) терминов. Мы не можем обходиться без них, хотя нередко переделываем их, приближая к родному языку; так, например, называем *musculus deltoideus* «дельтовидной мышцей», а *os coracoideum* — «коракоидом».

В латинском языке существительные и прилагательные склоняются, т. е. окончания изменяются по падежам. В прошлом студентов обучали этому языку, так что латинская терминология не представляла особых трудностей. Теперь, к сожалению, преподавание латинского языка отменено, хотя биологам он был бы весьма полезен.

В тех случаях, когда какая-либо структура получила у млекопитающих (а особенно у человека) определенное название, принято использовать это название для данной структуры во всех других группах позвоночных.

Так, например, у человека и у многих млекопитающих в плечевом поясе имеется кость, названная ключицей, и хотя соответствующая кость у рептилий, амфибий или рыб выглядит совершенно иначе, она должна носить то же название. Иногда, однако, в результате ошибочной идентификации какая-то структура получает неверное название. У костистых рыб имеется кость, сходная по своему местоположению с ключицей, и ее обычно так и называли. Теперь же мы знаем, что у костистых рыб нет настоящей ключицы; у них на этом месте находится другая кость — клейтрум (т. 1, с. 233). Если гомология сомнительна, то лучше дать описываемой структуре какое-либо другое название. Например, в бедре рептилий есть мышца, которая, возможно, гомологична портняжной мышце млекопитающих; однако, поскольку эта гомология вызывает некоторые сомнения, мышцу рептилий называют иначе — *musculus ambiens* (т. 1, с. 337). В случае обнаружения в группе низших позвоночных структуры, которой нет у млекопитающих, для нее, конечно, следует использовать новое название.

Хотя в общем анатомические термины довольно стабильны и единообразны, совершенно естественно, что между учеными, принадлежащими к разным школам или работающими в разных странах, возникает ряд разногласий. В конце прошлого века Германская ассоциация анатомов на съезде в Базеле в похвальном стремлении достигнуть единообразия предложила последовательную систему терминов, надеясь, что она найдет всеобщее применение в анатомии че-

ловека. Эта система, известная как система BNA, была принята медицинскими школами и широко использовалась в медицине. К сожалению, многие термины в ней были выбраны неудачно (мы уже упоминали о противоречиях в терминах, обозначающих местоположение структуры в организме). В 1955 г. на Международном съезде анатомов в Париже была создана модифицированная номенклатура, значительно улучшившая положение дел, и исправления, воплощенные в новую систему — *Nomina Anatomica Parisiensia* (NAP), — постепенно заменяют старые термины. Существует также «стандартная» номенклатура, используемая в ветеринарии. Все эти системы основаны на анатомии млекопитающих, и их становится трудно применять к другим позвоночным. В связи с этим сравнительно недавно специалисты по анатомии птиц создали «стандартную» номенклатуру для птиц.

### ТАКСОНОМИЯ И СИСТЕМА КЛАССИФИКАЦИИ

Совершенно очевидно, что если мы собираемся обсуждать различных животных, нам необходимо иметь название для каждого из них. Столь же ясно, что чем больше информации заключено в таком названии, тем оно полезнее, и что должно существовать какое-то общее соглашение о названиях, чтобы каждый мог понимать их. Совершенных систем не существует, и система, используемая для именования животных, не составляет исключения, но это вполне пригодная для работы и общепринятая система, впервые опубликованная более 200 лет назад шведским ботаником Линнеем в его книге «*Systema Naturae*».

Основной единицей в системе живых организмов служит вид. Вид можно теоретически определить как группу особей, скрещивающихся между собой или потенциально способных к скрещиванию. Однако это определение редко используется на практике. Иногда оно просто неприменимо. У многих растений, низших животных и даже у некоторых позвоночных нет полового размножения, а следовательно, они вообще не скрещиваются. Неприменим этот критерий и к ископаемым формам. Даже при нормальном половом размножении лишь в редких случаях удастся, если это вообще возможно, проверить, способны ли животные скрещиваться между собой. Наконец, это недостаточно четкое различие: формы, которые, по общему мнению, относятся к разным видам (например, львы и тигры), способны скрещиваться, по крайней мере в неволе. Согласно несколько циничному, но содержащему долю истины определению, вид — это группа особей, которую компетентный систематик считает видом. На самом деле проблема не так сложна, как это может показаться. В большинстве случаев виды относительно хорошо различаются, обособлены и с приобретением опыта их нетрудно распознавать. Львы, тигры, леопарды и ягуары — все это крупные кошки, но совершенно очевидно, что они отличаются друг от друга и являются хорошими видами.

Виды объединяют в различные группы более высокого ранга. Виды объединяют в роды, роды — в семейства, семейства — в отряды, отряды — в классы, а классы — в типы. Так, домашняя собака *Canis familiaris* принадлежит к роду *Canis*, семейству *Canidae*, отряду *Carnivora*, классу *Mammalia* и типу *Chordata*. Иногда бывает необходимо больше подразделений; в таких случаях используют приставки над-, под- и инфра-. В некоторых случаях создают категории еще и других рангов, однако мы их здесь рассматривать не будем. Четко сформули-



рованных правил выделения различных категорий или их определений не существует. Все они субъективны, хотя во многих случаях совпадают с привычными группами, имеющими тривиальные названия. В использованном выше примере под названием *Canis* объединены все животные, которых мы в широком смысле считаем собаками: домашние собаки, волки, койоты и т. п. Лисицы — это собаки в еще более широком смысле; они относятся к тому же семейству, но не к роду *Canis*. Подобным же образом беличьи — одно из семейств отряда грызунов.

Поскольку все группы выше видового уровня субъективны и поскольку наши знания постоянно пополняются, не существует «правильной» системы классификации или всеобщего согласия. В идеале система должна отражать филогению животных. Такую систему часто называют «естественной». Теоретически все члены любого таксона (вида, рода или группы любого другого уровня) имеют общего предка, не являющегося предковой формой для членов какого-либо другого таксона, сравнимого с данным. Это опять-таки в теории. Не говоря уже о невозможности установить общего предка, не располагая полной палеонтологической летописью (которой не существует), нет единого мнения о том, был ли этот общий предок отдельной особью, видом или таксоном более высокого ранга. Тем не менее большинство исследователей считают, что используемая ими система классификации в той мере, в какой это возможно, является «естественной». За последнее время предлагались другие системы, основанные просто на сходстве; они по большей части подобны традиционным системам, но представления, на которые они опираются, не всегда находят признание.

В приложении 1 дана классификация хордовых. Подобно любой другой системе она во многом произвольна и вызовет у большинства зоологов большее или меньшее число возражений. Однако она может служить удобной основой, и мы будем пользоваться ею на протяжении всей книги. К сожалению, возможностей для возникновения путаницы достаточно. Существует немало синонимов (отряд, к которому относятся черепахи, называют *Testudines*, *Testudinata* или *Chelonina*), а во многих случаях одно и то же название имеет разное содержание (некоторые авторы, например, не включают в группу *Reptilia* динозавров). Принятая здесь классификация несколько консервативна и стандартна, но в некоторых случаях мы использовали относительно необычные термины или соподчинения, которые, по нашему мнению, лучше отражают родственные связи между соответствующими животными. В настоящее время много спорят о методах, которые следует применять для создания такой классификации; различия в получаемых результатах обычно оказываются меньше, чем различия в методах, но они все же существуют. Для тех, кто знаком с этими проблемами, укажем, что мы не прибегали к кладистскому анализу, а пользовались более традиционными методами.

Наконец, следует остановиться на нескольких практических вопросах. Таксонам дают латинские названия (или латинизированные, многие из которых имеют греческие корни, образованы из имен или фамилий, или имеют самые неожиданные источники). Названия семейств, родов и видов подчиняются сложному набору правил, выработанных международной комиссией. Эти правила касаются главным образом приоритета; название, предложенное первым, следует сохранять (за некоторыми исключениями), с тем чтобы обеспечивать стабильность. Названия таксонов более высоких рангов регламентируются не так строго

и могут быть изменены в случае изменения представлений о родственных связях между животными.

Родовые и видовые названия всегда выделяются (или должны выделяться) курсивом (например, *Canis familiaris*); названия таксонов более высокого ранга курсивом не выделяют. Родовые названия всегда пишут с прописной буквы; видовые названия никогда не пишут с прописной, даже если они происходят от собственного имени (*Sciurus carolinensis* — каролинская белка, распространенная в восточной части Северной Америки). Родовое название можно использовать без видового, но видовое всегда должно использоваться вместе с родовым. Родовое название *Sciurus* относится только к белкам, а видовое название *carolinensis* может относиться ко многим различным родам (например, роды млекопитающих *Blarina*, *Castor* и *Clethrionomys* содержат виды или подвиды, носящие это название). Названия таксонов выше родового уровня всегда пишутся с прописной буквы и согласуются с множественным числом, т. е. «Canidae представляют собой...». Названия семейств всегда имеют окончание -idae, подсемейств -inae, а надсемейств -oidea. Для названий других таксонов нет стандартных окончаний, хотя в некоторых группах названия многих отрядов оканчиваются на -iformes. Тривиальные названия обычно пишутся со строчной буквы, но входящие в них имена собственные — с прописной.

## РОДОСЛОВНАЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

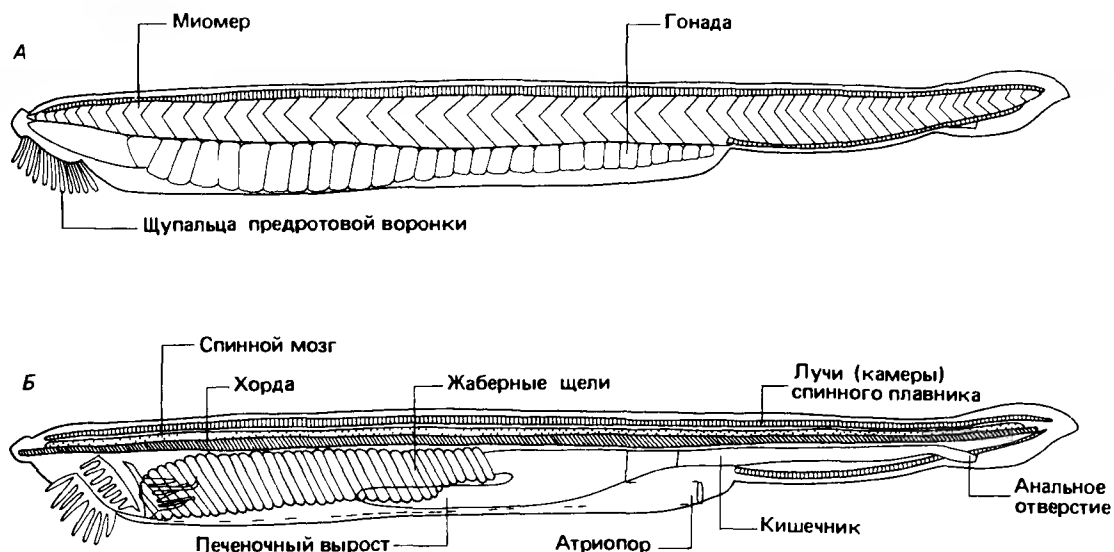
Этот учебник посвящен главным образом позвоночным, однако среди животных, не имеющих позвоночника, есть несколько групп, близко родственных позвоночным. Изучение таких относительно низкоорганизованных форм помогает нам постигнуть строение позвоночных и их историю. Кроме того, хотя, как мы это увидим, в нашем распоряжении незначительное количество точных и достоверных данных, касающихся далеких предков позвоночных, их родословная заслуживает внимания. В этой главе мы сначала опишем несколько мелких морских животных, принадлежащих к низшим хордовым и полухордовым, которые определенно связаны каким-то родством с позвоночными, затем обсудим возможные родственные отношения позвоночных с различными типами беспозвоночных и, наконец, попытаемся построить правдоподобную родословную позвоночных.

Позвоночные сами по себе не составляют отдельный тип — наиболее крупное подразделение царства животных. Они образуют лишь один (правда, самый большой) из подтипов типа хордовых (Chordata), другие члены которого будут рассмотрены здесь лишь кратко. У «низших хордовых» нет позвоночника и многих других «прогрессивных» структур, имеющих у их родичей-позвоночных. Однако они обладают некоторыми основными признаками, характерными для позвоночных и не встречающимися ни в одной другой группе животных. Эти признаки указывают на действительное родство низших хордовых с позвоночными и на правомерность их включения в одну группу. Само название «хордовые» подразумевает наличие у всех этих животных хорды. Другая общая черта — дорсальная полая нервная трубка. Но самым характерным признаком служат имеющиеся у всех хордовых жаберные щели.

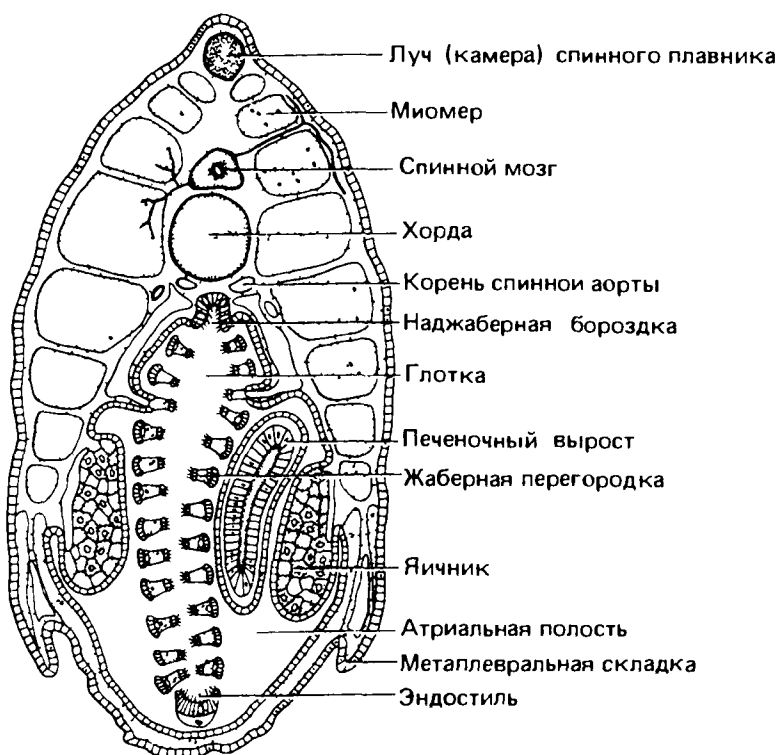
## ЛАНЦЕТНИК

Большинство исследователей делят тип Chordata на три подтипа (в порядке усложнения организации): Urochordata (личиночнорхордовые), Cephalochordata<sup>1</sup> (головохордовые) и Vertebrata (позвоночные). Мы нарушим этот порядок и начнем обсуждение низших хордовых с подтипа Cephalochordata, сходство которого с позвоночными наиболее очевидно. К этому подтипу относится всего несколько близкородственных форм; их обычно называют ланцетниками, но в систематике для них принято название *Branchiostoma* (рис. 4 и 5). Это

<sup>1</sup> В отечественной литературе название «головохордовые» принято относить к классу составляющему подтип бесчерепных (Acrania) — Прим ред



Ланцетник — примитивный представитель хордовых А Вид через полупрозрачную кожу Б Внутреннее строение на парасагиттальном срезе



Поперечный срез ланцетника на уровне глотки. Околожаберное пространство, окружающее глотку, печеночный вырост и другие структуры, несмотря на свое кажущееся центральное положение в теле, на самом деле находится снаружи и в некотором смысле аналогично оперкулярной полости костных рыб. Оно образуется в результате разрастания книзу больших метаплевральных складок, соединяющихся на вентральной стороне тела, и сообщается с внешней средой через отверстие, находящееся сзади. Поскольку жаберные щели располагаются косо, изображенный здесь вертикальный разрез проходит через ряд последовательных жаберных перегородок. (По Al-Hussaini, Demian)

полупрозрачные животные, по внешнему виду и по пропорциям похожие на рыб; они обитают в морях, обычно на мелководьях, в различных областях земного шара и порой достигают высокой локальной численности. Исходя из формы тела ланцетника, можно предположить, что он должен хорошо плавать, но плавники развиты у него слабо, и поэтому плавает он плохо; большую часть времени ланцетники проводят на дне, погрузившись в песок, так что наружу выступает только передний конец тела.

Несмотря на внешнее сходство ланцетника с рыбой, совершенно ясно, что это более примитивная форма, чем любая рыба. У него нет парных плавников и вообще нет никаких конечностей. Жаберные перегородки, спинной плавник и ротовые части поддерживаются структурами из ткани, напоминающей хрящ, но обычные элементы скелета позвоночных — позвонки, ребра, череп — отсутствуют. Хорда — это главное скелетное образование у ланцетника; она сохраняется у него в течение всей жизни и (в отличие от хорды позвоночных) доходит до самого переднего конца тела — признак, определивший название этой группы. Хорда ланцетника по своему строению совершенно не похожа на хорду позвоночных, так как некоторые ее клетки замещены мышечными, что дает животному возможность изменять силу напряжения и, следовательно, упругость хорды. Функции хорды изучены недостаточно подробно, однако она, несомненно, предотвращает продольное сжатие тела при энергичном плавании и служит удобной центральной «осью», к которой подвешены органы животного. От типичной полой нервной трубки, расположенной на спинной стороне, отходят метамерные нервы; передний конец нервной трубки несколько расширен, однако настоящего головного мозга у ланцетника нет, хотя имеются сомнительные следы органов чувств, соответствующих, возможно, обонятельному органу или органу зрения. Мышечная система, так же как у рыб, состоит из отдельных V-образных сегментов, расположенных по обеим сторонам тела; попеременные волны сокращений этих мышц создают плавательные движения.

Пищеварительный тракт устроен очень просто. Он начинается ротовым отверстием, лежащим на дне **предротовой воронки** (*cavitas buccalis*), окруженной венчиком жестких торчащих щупалец. Глотка сильно вытянута и простирается примерно до половины общей длины тела. Кишечник, начинающийся за глоткой, представляет собой прямую трубку без явных признаков деления на последовательные отделы, хотя в передней его части, по-видимому, происходит переваривание пищи, а в задней — всасывание. Отходящий от кишки большой карманообразный вырост обычно уподобляют печени, однако эта гомология сомнительна. Возможно, что в этом выросте, который называют также **слепым выростом** (*сесум*), происходит фагоцитоз и внутриклеточное переваривание пищи, как это наблюдается у многих беспозвоночных, но не у позвоночных. Кишечная трубка, так же как у позвоночных, не доходя до самого конца тела (которое, таким образом, заканчивается настоящим хвостом), открывается наружу анальным отверстием.

**Глотка** высокоспециализирована для сбора пищи. Ланцетник питается органическими частицами, которые извлекает из морской воды; эти частицы попадают к нему в рот с током воды, создаваемым движениями ресничек, и отцеживаются, когда вода выходит наружу через жаберные щели. Жаберных щелей у ланцетника очень много, гораздо больше, чем у любого позвоночного; число их может достигать 50 пар и даже более, причем каждая жаберная щель

представляет собой по существу двойную структуру, которая, развиваясь, приобретает подковообразную форму как у баланоглосса (см. рис. 9). Пара больших складок растёт книзу, встречаясь на вентральной стороне и образуя карман — **атриальную, или околожаберную, полость (atrium)**, в которой помещается вся жаберная система и которая защищает эти нежные органы, когда ланцетник зарывается в песок; атриальная полость открывается наружу лишь **атриопором**, расположенным позади глотки. Но хотя жаберные щели в общем и целом подчеркивают родственные связи ланцетника с позвоночными, они отличаются от жаберных щелей типичных позвоночных как по назначению, так и по способу действия. «Дышит» ланцетник, по-видимому, главным образом через кожу (которая у него в отличие от кожи позвоночных очень тонкая), а жаберные перегородки, как и у других низших хордовых, служат прежде всего для питания. Кроме того, у позвоночных вода прогоняется через жабры в результате мышечных сокращений, а у ланцетника это достигается исключительно за счёт активности ресничек, которые сильно развиты в глотке. Характерная особенность ланцетника — наличие у него **эндостия, или гипобранхиальной бороздки**, — продольного желоба, расположенного на вентральной стороне глотки по средней линии. Эндостиль выделяет большие количества клейкой слизи, которая благодаря мерцательным движениям ресничек перемещается на дорсальную сторону глотки; стекая затем мимо жаберных щелей, эта слизь захватывает частицы пищи и собирает их в дорсальной (наджаберной) бороздке. Отсюда реснички перегоняют слизь вместе с содержащимися в ней частицами назад в кишечник; таким образом животное питается при помощи системы слизистых транспортных лент.

Главные кровеносные сосуды у ланцетника расположены типичным для позвоночных образом (рис. 331); к головному концу тела кровь движется по вентральной стороне, а к хвостовому — по дорсальной, пройдя через жаберные перегородки. Ни красных, ни белых форменных элементов в крови нет; нет в ней и пигментов. Сердце как таковое у ланцетника отсутствует; кровь движется благодаря волнам сокращений, проходящим по некоторым из крупных сосудов, а также сокращениям многочисленных мелких сердцевиных лукович, расположенных по пути артерий в основаниях жаберных перегородок.

Половые железы ланцетника отличаются от половых желез позвоночных и, в сущности, всех других хордовых многочисленностью и поsegmentным расположением. Еще сильнее ланцетники отличаются от позвоночных строением органов выделения. Почка позвоночных — это уникальный орган, состоящий из отдельных фильтрующих единиц, подробное описание которых будет дано в гл. 13. У ланцетника органы выделения построены совершенно иначе: они представляют собой, как и у многих беспозвоночных, протонефридии, расположенные поsegmentно и сходные до некоторой степени с протонефридиями многих плоских червей.

Каковы родственные связи между ланцетником и позвоночными? Некоторые теоретики отрицают тесное родство между ними, поскольку существование ланцетника не укладывается в их концепции об эволюции позвоночных. Однако признаки, по которым ланцетник сходен с позвоночными, столь многочисленны и столь существенны, что подобная точка зрения не выдерживает критики. Согласно противоположной точке зрения, ланцетник — это позвоночное, вторично претерпевшее упрощение (такое вторичное упрощение нередко назы-

вают дегенерацией). Как мы увидим далее, личинки миног, совершенно непохожие на взрослую миногу, ведут малоподвижный образ жизни, питаются, отфильтровывая частицы пищи из воды, и сходны с ланцетником во многих других отношениях. А может быть, ланцетник — это минога, которая, так сказать, никогда не вырастает и поэтому сохраняет во взрослом состоянии простоту строения, свойственную личинке? Занимаясь изучением эволюции, всегда следует помнить о явлении **неотении**, при котором половые органы животного достигают функционального состояния, хотя само оно сохраняет в большей или меньшей степени личиночные признаки. С этим связан ряд сложностей и разногласий в отношении терминологии и определений между учеными, что находит отражение в различных учебниках и словарях. Согласно одной из недавних тщательно разработанных систем, **педоморфозом** следует называть сохранение у взрослой особи любых признаков, имевшихся на ранних стадиях развития у предковых форм. Теоретически это может быть обусловлено **неотенией**, при которой происходит замедление соматического развития, или же **прогенезом** (его часто называют **педогенезом** — термин, употребляемый также в различных других смыслах, даже применительно к некоторым типам партеногенеза), при котором ускоряется половое развитие; практически разграничить эти два явления обычно бывает невозможно. Для простоты мы объединим все это под названием неотении просто потому, что этот термин короче и произносить его легче, чем остальные. Но у ланцетника имеется много признаков, отличающихся от тех, которые можно было бы ожидать у личинок предковой миноги; многочисленность таких признаков не позволяет принять предположение о происхождении ланцетника путем деградации. В качестве рабочей гипотезы мы, как и большинство исследователей, занимавшихся этим вопросом, придерживаемся того мнения, что ланцетник, доживший до наших дней, — специализировавшийся и модифицированный представитель типа животных, к которому принадлежали предки позвоночных. Как станет ясно в дальнейшем, очень важно понять, что ланцетник примитивнее любого позвоночного не только по своему строению, но и по образу жизни. В общем позвоночные активно разыскивают крупные пищевые объекты и поедают пищу с помощью челюстей или аналогичных структур, движения которых обусловлены мышцами; у позвоночных имеются жабры, управляемые хорошо развитыми мышцами и обычно используемые исключительно для дыхания. Нередко молчаливо допускается, что предок позвоночных также был активным, хорошо плавающим животным. Но ланцетник, хотя он и способен плавать, ведет в основном малоподвижный образ жизни и, как мы отметили, в отличие от позвоночных по типу питания относится к фильтраторам, пользуясь для сбора пищи не мышцами, а ресничками, причем жаберные щели используются для питания, а не для дыхания.

#### **ОБОЛОЧНИКИ (рис. 6—8)**

В поисках других примитивных родичей позвоночных полезно обратиться к другим животным-фильтраторам, которые, будучи устроенными проще, чем ланцетник, обладают по крайней мере некоторыми из основных признаков хордовых: жаберными щелями, хордой и дорсальной нервной трубкой. Это группа **Urochordata** или **Tunicata** (личиночдохордовые или оболочники), к которой относятся асцидии и родственные им формы — довольно часто встре-

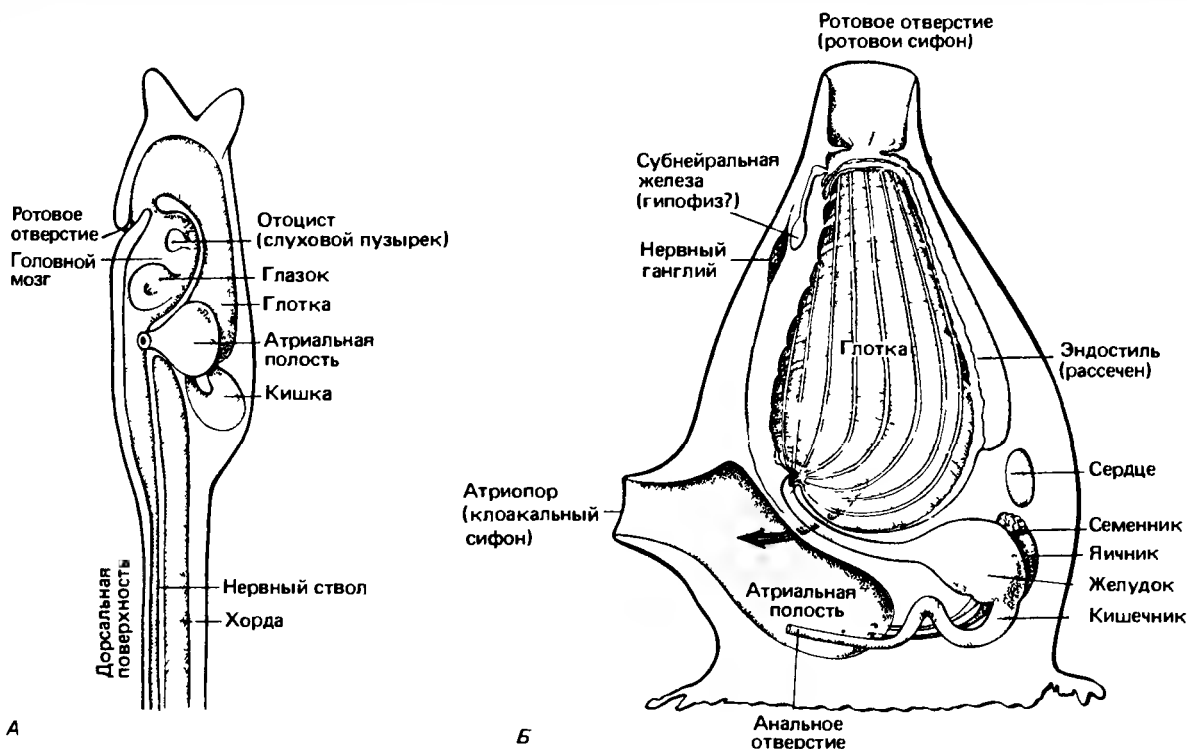


Рис. 6 Одиночный оболочник (асцидия). А Схема строения свободноплавающей личинки (головной конец вверх; изображена лишь небольшая часть хвоста). Б Сидячая взрослая форма, образующаяся в результате дальнейшего развития структур, имеющихся на переднем конце тела личинки. Первоначальной дорсальной стороне соответствует левая сторона схемы. Обширная глотка прикреплена к стенке наверху и внизу (на схеме — слева и справа); атриальная полость (соответствующая таковой ланцетника) окружает глотку с боков. Вода, проходя через жаберную решетку глотки, поступает в атриальную полость и вытекает наружу через атриопор (как показывает стрелка). (По Delage, Hérouard.)

чающиеся мелкие малоподвижные морские организмы; взрослые особи не занимаются поисками пищи: питание при помощи фильтрации достигло у них высокого развития и они довольствуются теми пищевыми частицами, которые удастся захватить в результате активности ресничек. Многие оболочники свободно плавают в воде, поодиночке или группами, иногда в виде маленьких бочонковидных образований; другие прикреплены ко дну и представляют собой ветвящиеся колонии или одиночные формы (рис. 8, В—Д). Наиболее просто организованы одиночные асцидии (рис. 6, Б). Во взрослом состоянии такое животное имеет вид бесформенного комка, прикрепленного к скале или другому подводному субстрату и покрытого кожистой оболочкой туникой. Единственные внешне заметные морфологические признаки — отверстие на верхнем конце, через которое поступает вода, и боковое отверстие, через которое она выходит наружу. Ни по наружному, ни по внутреннему строению асцидии не похожи на позвоночных. Хорда отсутствует. Нет также нервной трубки; вместо нее имеется простой (и сплошной) нервный ганглий, от которого отходит несколько нервных волокон.



Из внутренних структур животного обращает на себя внимание огромное, напоминающее корзину образование, служащее для сбора пищи. Ток воды, создаваемый движениями ресничек, проходит через щели, имеющиеся на боковых поверхностях корзины, в окружающую его **атриальную полость**, а из нее через имеющееся сбоку выводное отверстие (атриопор, или клоакальный сифон) наружу. При более внимательном изучении становится очевидным, что эта корзина — непомерно увеличенная система жаберных щелей, образующая глоточную область асцидии. У оболочников имеется даже эндостиль, сравнимый с эндостилем ланцетника; этот орган выделяет слой слизи, с помощью которой, как и у ланцетника, захватываются пищевые частицы. Ниже огромной глотки пищеварительная трубка сужается, образуя пищевод, желудок и кишечник, имеющие более скромные размеры.

Высоко развитый глоточный аппарат оболочников представляет собой один из главных признаков, который следует искать у родичей позвоночных. Однако для того, чтобы обнаружить другие характерные признаки хордовых, нам придется обратиться к эмбриональному развитию асцидий. Многие из них размножаются главным образом почкованием, но у некоторых форм имеется ясно выраженная личиночная стадия (рис. 6, А и 7), схожая с личиночной стадией амфибий — головастиком. «Голова» такой личинки соответствует всему телу взрослой особи. Хвост служит для плавания; с его помощью молодые асцидии перемещаются в поисках подходящего места «жительства». Как только животное прикрепляется к субстрату и переходит к характерному для взрослой стадии сидячему образу жизни, хвост резорбируется. Однако именно с хвостом связаны главные доказательства родственных связей оболочников с позвоночными. В хвосте личинки (как показывает название этой группы — личиночно-хордовые) имеется хорошо развитая хорда, а над ней — типичная нервная трубка. Эти структуры, однако, не так хорошо развиты, как у ланцетника: ни плавательные мышцы, ни соответствующие нервные волокна не сегментированы. На переднем конце тела личинки находится зачаточный головной мозг и органы чувств. При метаморфозе хорда и личиночная нервная трубка (ненужная сидячей взрослой форме) исчезают.

Таким образом, оболочники — это, безусловно, хордовые, и они, несомненно, родственны позвоночным. Какое же место занимают они в эволюционной истории? Те, кто придерживается того мнения, что предки позвоночных на ранних этапах своей эволюции были активно плавающими животными, считают оболочников специализированной боковой ветвью предковой линии позвоночных; кроме того, они считают, что общим предком позвоночных и оболочников была свободноплавающая форма, взрослая стадия которой походила на личинку оболочников. От нее могли произойти путем совершенствования активного образа жизни позвоночные, тогда как оболочники пошли по пути «дегенерации» и утратили большую часть прогрессивных структурных признаков, за исключением отцеживающей пищу жаберной корзины, т. е. превратились, в сущности, в подходящие объекты для эволюционных проповедей на тему о том, к чему приводит праздность. Есть, однако, и другая, более вероятная точка зрения, а именно: хордовый предок позвоночных был скорее сидячим фильтратором, несколько похожим на взрослую асцидию; хвост впервые появился у личиночной стадии как приспособление, помогающее ей найти подходящее для «жительства» место; развитие высших форм происходило путем

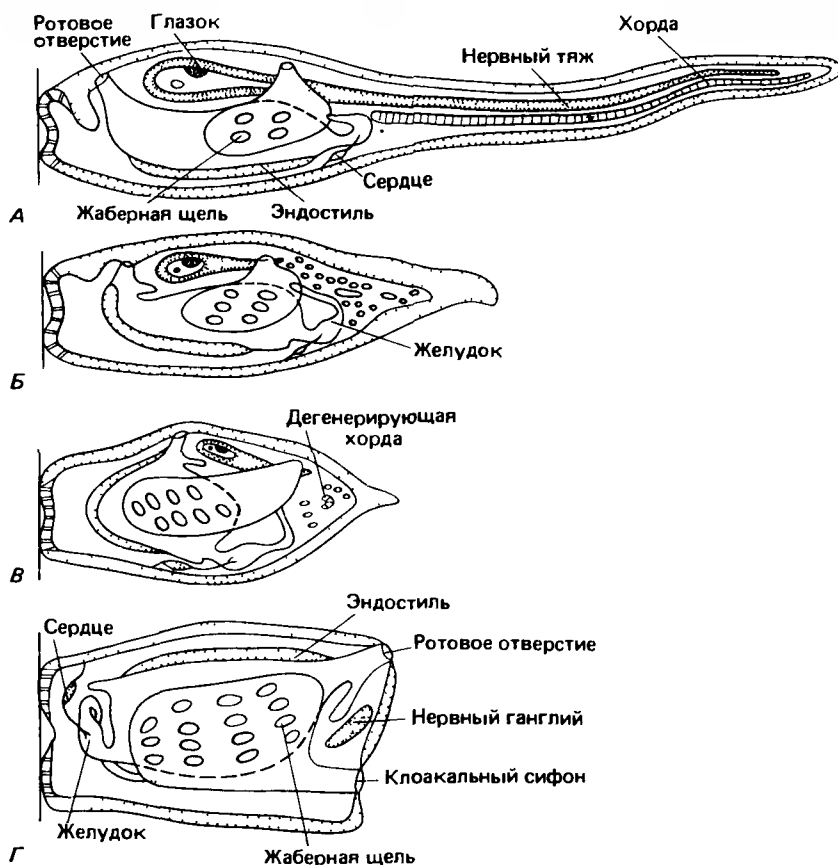


Схема метаморфоза у одиночного оболочника (асцидии). А. Свободно-плавающая личинка прикрепляется к субстрату передней присоской. Б и В. Хвост рассасывается, хорда исчезает, нервная система редуцируется. Внутренние органы постепенно поворачиваются, переходя в положение, которое они занимают у взрослого животного (Г). (По Storer, Usinger.)

сохранения хвоста и свободноплавающего образа жизни во взрослом состоянии при элиминации сидячей взрослой стадии. Есть основания считать, что это — пример неотении, т. е. размножения особей, находящихся на личиночной стадии, которое привело к исчезновению у их потомков прежней взрослой стадии и положило начало новому прогрессивному эволюционному ряду, ведущему к позвоночным.

## ПОЛУХОРДОВЫЕ

Еще один ряд форм, определенно родственных позвоночным, — это **полухордовые** (Hemichordata). Основные признаки хордовых у них выражены слабо, поэтому их можно рассматривать как самостоятельный тип, не принадлежащий к хордовым, но связанный с ними родством.

Среди полухордовых лучше всего изучены *Balanoglossus* и *Saccoglossus* (рис. 8 и 9), относящиеся к классу **кишечнодышащих** (Enteropneusta) и обитающие обычно на отмелях в приливно-отливной зоне. Длинное тонкое тело

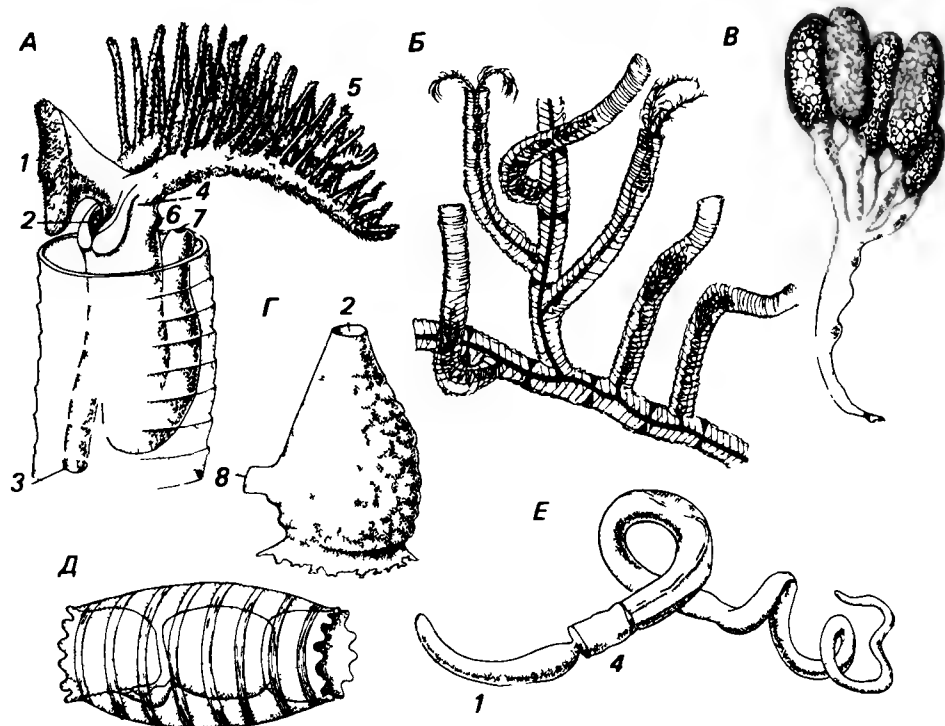


Рис. 5. Оболочники и полухордовые. А Отдельная особь колониальной *Rhabdopleura* (Pterobranchia или крыложаберные) выступающая из своей трубки. Б Часть колонии *Rhabdopleura*. В Колония сидячих асцидий, каждый многоугольный участок — это отдельная особь. Г Внешний вид одиночной формы оболочника (см. рис. 6). Д Свободноплавающий оболочник — сальпа. Е Баланоглосс (*Balanoglossus*). 1 — хоботок или передний отросток, 2 — ротовое отверстие, 3 — стебелек с помощью которого отдельная особь связана с остальной колонией, 4 — воротник, 5 — лофофор, 6 — пора (или отверстие целомадукта), 7 — анальное отверстие, 8 — сифон, через который из организма выводится вода и продукты жизнедеятельности (Главным образом по Delage Herouard).

баланоглосса, казалось бы, указывает на активный образ жизни. Но это не так. Баланоглоссы в основном сидят на месте, зарывшись в песок или ил. Это фильтраторы, сравнимые в общем по образу жизни с оболочниками. Их тело имеет червеобразную форму, однако на этом их сходство с кольчатыми червями

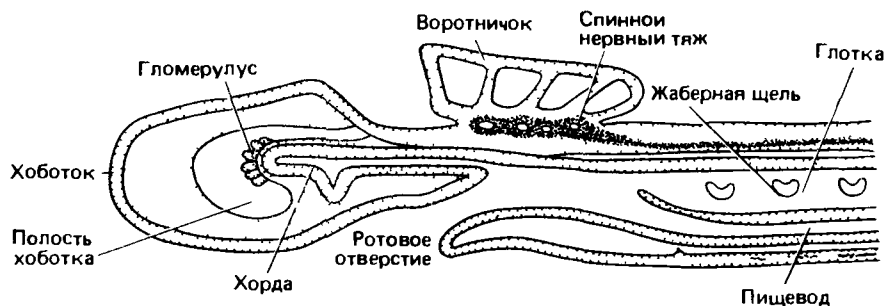


Рис. 6. Схема головы *Saccoglossus* в продольном разрезе.

кончается, так как внутреннее строение у баланоглоссов совершенно иное. Своеобразны баланоглоссы и по внешнему виду. На переднем конце тела у них имеется плотное, но гибкое и мускулистое «рыло», или хоботок, различной длины, служащий роющим органом. Участок тела, следующий за хоботком, образует утолщение — так называемый «воротничок».

Во многих отношениях кишечнодышащие не очень сходны с позвоночными и другими хордовыми. В области воротника имеется короткий нервный тяж с более или менее выраженной полостью. Но по всему остальному телу нервные клетки и нервные волокна распределены в коже довольно диффузно, хотя есть некоторые признаки образования плотных дорсальных и вентральных тяжей нервной ткани. Настоящей хорды нет, однако иногда толстый тканевой карман, расположенный у основания хоботка, считают чем-то вроде недоразвитой хорды (что довольно сомнительно).

У кишечнодышащих, как и у оболочников, имеются хорошо развитые глоточные жаберные щели такого типа, как у позвоночных. Жаберный аппарат у них не столь ясно выражен, как у оболочников, но позади воротника у них имеется обширная глотка (отделенная от «пищевода», ведущего в желудок); в ее боковых стенках с обеих сторон имеются жаберные щели, очень похожие, вплоть до деталей формы и развития, на жаберные щели ланцетника. Позвоночные не происходят непосредственно от кишечнодышащих, но этих последних можно считать группой, близкой к нашим древним хордовым предкам, которые были, в сущности, сидячими фильтраторами, хотя взрослые особи и обладали некоторой потенциальной подвижностью.

В строении кишечнодышащих или по крайней мере в строении их жаберных щелей имеются явные доказательства их родства с позвоночными. Но у другой группы полухордовых — у **крыложаберных** (Pterobranchia; рис. 8, А и Б) — едва ли можно найти хоть какие-то следы сходства с позвоночными, и если бы не было ясно, что они близки к кишечнодышащим, то трудно было бы заподозрить, что они принадлежат к одному общему стволу. Крыложаберные — группа мелких редко встречающихся морских животных, представленных всего несколькими родами. Они живут маленькими колониями, напоминающими растения, и образованными ветвящимися трубками, из кончиков которых выступают отдельные особи, похожие на цветки. Короткое тело животного как бы сложено вдвое, так что анальное отверстие открывается на переднем конце позади головы. Доказательством родства с кишечнодышащими служит наличие у крыложаберных на переднем конце тела за ротовым отверстием рылообразного выроста, соответствующего хоботку кишечнодышащих, а позади него — короткого воротника. Почти никаких других признаков сходства с баланоглоссами, не говоря уже о позвоночных, у представителей крыложаберных нет. Нервная система развита слабо, полая нервная трубка совершенно отсутствует, так же как и хорда. Даже способ питания у этих животных совершенно иной. Правда, эти похожие на растения животные, подобно более типичным низшим хордовым, питаются органическими частицами, которые они загоняют в ротовую полость движениями ресничек. Однако жаберный аппарат, играющий такую большую роль в питании фильтраторов — оболочников и ланцетника, — у крыложаберных почти отсутствует. У одного из двух лучше изученных представителей этой группы имеется одна пара очень небольших глоточных жаберных щелей, а у другого их нет вовсе. От области воротника отходят крупные щупальцевидные

структуры, называемые **лофофорами**; на них расположены ленты ресничек, которые захватывают пищевые частицы и направляют их к ротовому отверстию. Даже баланоглоссы, обладающие хорошо развитыми жаберными щелями и не имеющие лофофоров, добывают почти всю пищу с помощью ресничек и слоев слизи, покрывающих хоботок и прилегающие к нему области,

Эти мелкие создания столь не похожи на хордовых, что невольно возникает желание рассматривать их как результат дегенерации, и притом, возможно, сравнительно недавней. Однако на самом деле они считаются очень древней группой. Палеонтологам давно известны разнообразные мелкие трубчатые структуры, названные **граптолитами**, которые в изобилии встречались в морях примерно в ту эпоху, когда появились древнейшие позвоночные. Эти трубки сходны с теми, которые выполняют защитные функции у современных крыложаберных.

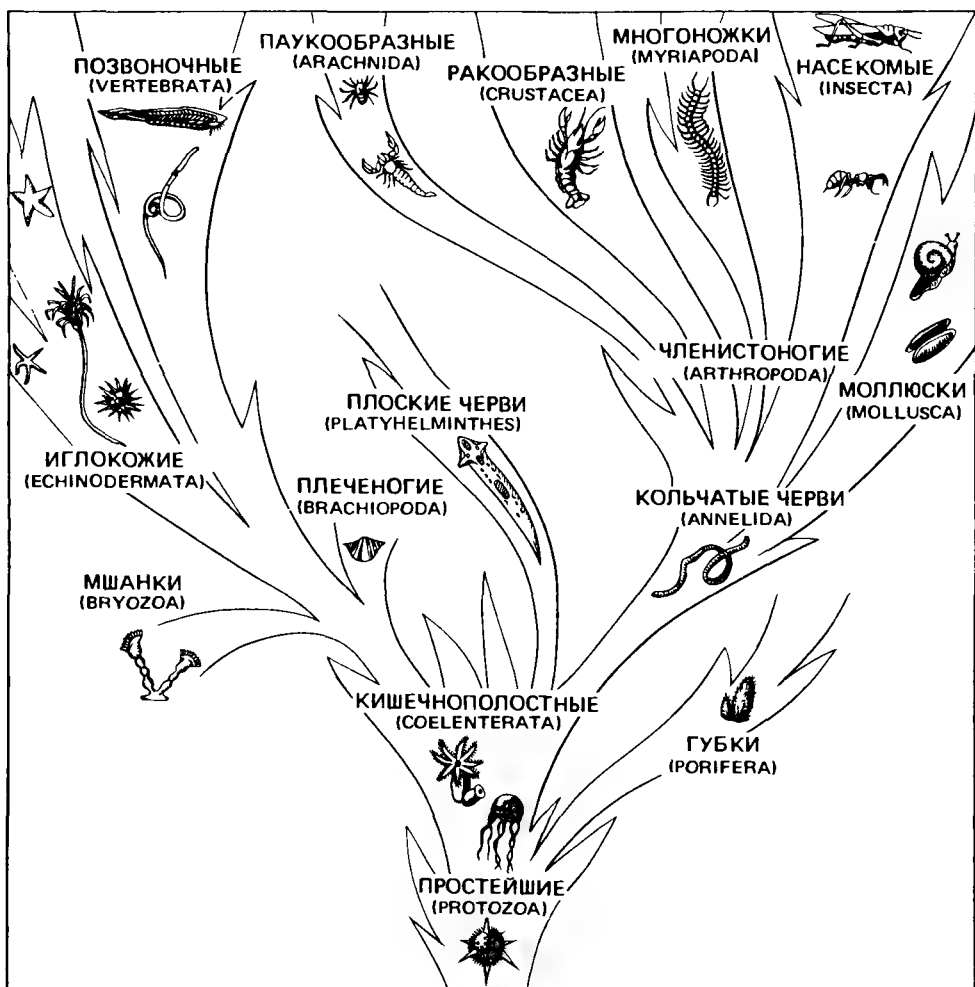
Рассмотрением крыложаберных мы завершаем очерк, посвященный полухордовым<sup>1</sup>. Чем они могут нам помочь в выяснении происхождения позвоночных? Как уже говорилось, можно было бы (поначалу) ожидать, что предковая линия позвоночных шла через активные мелкие формы, параллельно линии по крайней мере таких беспозвоночных, как прогрессивные группы членистоногих — ракообразные и насекомые. Но изучение низших хордовых разрушает такие ожидания. Это по большей части медлительные сидячие пассивные фильтраторы. Однако, прежде чем пытаться делать окончательные выводы, следует рассмотреть различные типы беспозвоночных и поискать среди них возможных родичей позвоночных.

## ФИЛОГЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

За последние десятилетия специалисты по зоологии беспозвоночных пришли к общему мнению по многим (но не по всем!) вопросам филогении животных, лишенных позвоночника (рис. 10). Все формы, имеющие более сложную организацию, чем простейшие и губки, относят к *Metazoa*. Согласно общепринятой точке зрения, предком *Metazoa* была сидячая форма, прикрепленная к субстрату, возможно сходная с некоторыми из ныне живущих кишечнополостных (*Cnidaria*), таких, как актинии или гидры. Современные кишечнополостные, однако, специализированы для охоты на достаточно крупную жертву благодаря наличию у них стрекательных клеток. Предковое кишечнополостное, лишенное такого оружия и питающееся органическими частицами, которые приносят ему морские течения, представляется удовлетворительным кандидатом на роль действительно примитивного *Metazoa*.

Несмотря на специализацию — развитие стрекательных клеток — кишечнополостные явно соответствуют предковому состоянию по такому важному признаку, как отсутствие третьего промежуточного слоя стенки тела. Тело кишечнополостных представляет собой простой двухслойный мешок, состоящий из «кожи», т. е. эктодермы, и энтодермы, выстилающей пищеварительную полость;

<sup>1</sup> Возможно, что к хордовым близки тонкие и длинные глубоководные формы, относящиеся к типу *Rogonophora*. Но эта группа мало изучена и явно представляет собой результат дегенерации (пищеварительная система отсутствует), а поэтому мы здесь без всякого ущерба воздержимся от ее рассмотрения.



Упрощенное родословное древо животного царства, показывающее вероятные родственные связи позвоночных. (Из Romer, *Man and the Vertebrates*, University of Chicago Press.)

предполагается, что именно такое строение имели примитивные Metazoa. У большинства животных, стоящих на более высокой ступени развития, чем кишечно-полостные, имеется третий, промежуточный, слой — мезодерма, — из которого образуются мышечная, кровеносная и другие системы; в дальнейшем мезодерма становится самой важной из этих трех тканей, во всяком случае по массе. У многих беспозвоночных внутри мезодермальных тканей развивается целом.

Существуют два способа образования мезодермы в процессе зародышевого развития. Первый способ характерен в основном для иглокожих — морских звезд, морских ежей, морских лилий и т. п. У них мезодерма закладывается в виде карманов, выпячивающихся наружу из стенки кишки; эти карманы сохраняются у взрослой особи, превращаясь в замкнутые полости тела. При втором способе мезодерма закладывается в виде плотных скоплений клеток, отпочковывающихся вблизи заднего конца тела, а затем путем расщепления этих масс мезодермальных клеток образуются отделы вторичной полости тела. Второй способ характерен для кольчатых червей и моллюсков. У обширной группы

членистоногих (Arthropoda) целом, по-видимому, также образуется этим способом, хотя процесс их развития сильно модифицирован; некоторые другие формы, такие, как плоские черви, очевидно, представляют собой боковые ветви, отходящие от основания этого крупного ствола. Таким образом, согласно принятой здесь концепции, примерно над уровнем кишечнополостных беспозвоночные образуют две большие ветви, одна из которых заканчивается иглокожими, а другая дает начало множеству хорошо известных высокоорганизованных беспозвоночных. Несколько менее обычных, главным образом сидячих, морских форм, таких, как плеченогие (Brachiopoda) и мшанки (Ectoprocta), не соответствуют достаточно хорошо ни той, ни другой из двух основных линий, но, вероятно, несколько ближе к иглокожим.

Эти две линии различаются не только по способу образования мезодермы, но и по типу дробления оплодотворенного яйца, типу гастрюляции и развитию личинки. У иглокожих, так же как у обитающих в воде кольчатых червей и моллюсков, из яйца вылупляются крошечные просто организованные личинки, покрытые ресничками, собранными в ленты и пучки. Личинка иглокожих заметно отличается от личинок кольцецов и моллюсков по характеру распределения ресничек и по другим признакам.

От какой точки этого родословного древа беспозвоночных берет начало ветвь, ведущая к хордовым (и позвоночным)? Теорий выдвигалось множество, но ни одна из них не привела к определенным результатам.

Одно из возможных решений проблемы — вести происхождение хордовых непосредственно от самых примитивных Metazoa. На этом пути не предвидится серьезных затруднений, поскольку у таких животных мало специализированных признаков, которые они должны были бы утратить, прежде чем начать развиваться в направлении позвоночных. Но на самом деле защита подобной точки зрения ставит, по-видимому, новые вопросы. Ряд фундаментальных усовершенствований являются общими почти для всех типов беспозвоночных: наличие мезодермы, настоящая полость тела (целом), ротовое и анальное отверстия и т. п. Представляется крайне маловероятным, что позвоночные приобрели эти прогрессивные черты совершенно независимо от других групп. Очевидно, возможных родичей, если не прямых предков, следует искать на более высоком уровне.

### КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ В КАЧЕСТВЕ ПРЕДКОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

Одной из возможных отправных точек служат кольчатые черви. Теория происхождения позвоночных от этих червей горячо обсуждалась в последние десятилетия XIX в. Обычно дождевой червь не слишком вдохновляет на то, чтобы поместить его в самом начале родословной позвоночных, но среди морских кольчатых червей можно найти много более совершенных и привлекательных форм. Кольчатые черви, подобно позвоночным, — двусторонне-симметричные животные, и с этим коррелирует тот факт, что некоторые из них, подобно типичным позвоночным, ведут активный образ жизни в отличие от сидячих форм, обычных для многих типов беспозвоночных. Кроме того, для них характерна сегментация, свойственная, по крайней мере до некоторой степени, и позвоночным. Как и у позвоночных их центральная нервная система состоит из сравнимого с головным мозгом скопления нервных клеток на переднем конце тела и продольного нервного ствола.

the Human Body. С разрешения издателя Holt and Co.)  
 Данное превращение совсем не такое простое, как кажется. Из Wilder, History of  
 прежние бы исчезли; кроме того, у кольчатого червя нет хорды (6) и все это предполо-  
 необходимо, чтобы возникли новые ротовое (5) и анальное (7) отверстия, а  
 стороне тела, а кровь течет в противоположном направлении. Но при этом  
 и вы получите схему строения позвоночного — нервная цепочка оказалась на спинной

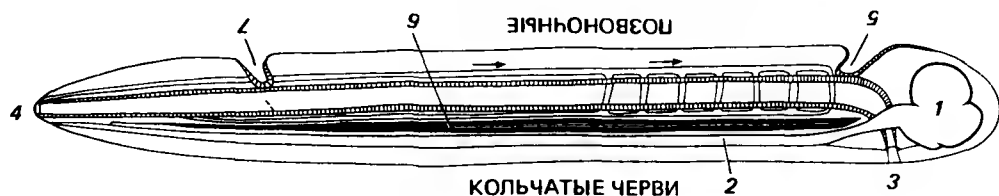


Рис. 11. Схема предполагаемого превращения кольчатого червя в позвоночное. В нормальном положении схема изображает кольчатого червя с расположенным на переднем конце тела «головным мозгом» (1) и нервной цепочкой (2), тянущейся вдоль нижней стороны тела. Ротовое отверстие (3) находится на нижней стороне тела животного, а анальное (4) у кончика хвоста; кровь течет вперед по верхней части тела (показана стрелками), а возвращается назад — по нижней. Переверните книгу «вверх ногами»

Пока что все идет хорошо. Но далее сопоставление становится невозможным. Даже сегментация — весьма слабый довод: у кольчатых червей сегментация распространяется на весь организм, от кожи до кишечника, тогда как сегментация позвоночных ограничивается главным образом частью мезодермы. Правда, у кольчатых червей имеется продольная нервная цепочка; однако она сплошная, а не полая и расположена на брюшной, а не на спинной стороне. Последний момент доставляет особенно много хлопот сторонникам этой теории. Они «разрешили» свои сложности, допустив, что позвоночное — перевернутый «спиной вверх» кольчатый червь (рис. 11). С этим трудно согласиться (даже червяк обычно различает верх и низ), не говоря уже о возникающих дальнейших осложнениях. Ротовое отверстие у кольчатых червей находится на нижней стороне головы, как и у позвоночных. Перевертывание с брюшной стороны на спинную подразумевает, что прежнее ротовое отверстие червя замкнулось и вместо него в процессе эволюции образовалось новое. Обнаружить следы этого теоретически предполагаемого старого отверстия — оно должно было бы переместиться через головной мозг вверх и вперед, чтобы оказаться на верхней стороне головы, — не удастся.

Даже если бы это затруднение, касающееся ориентации, удалось разрешить, то остаются другие проблемы. У кольчатых червей нет никаких следов хорды или жаберных щелей. Это, вероятно, можно было бы сбросить со счетов, сославшись на слабое развитие таких структур (как мы видели) у некоторых из наиболее просто организованных родичей хордовых. Но остается еще одно, решающее, различие: способ образования мезодермы, которая у головохордовых закладывается в виде карманов. Таким образом, у нас нет почти никаких веских доводов в пользу происхождения позвоночных от кольчатых червей, а затруднений, связанных с этой теорией, так много, что вряд ли есть основания ее придерживаться.



## ПАУКООБРАЗНЫЕ В КАЧЕСТВЕ ПРЕДКОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

Принято считать, что членистоногие, к которым относятся ракообразные, многоножки, паукообразные и насекомые, происходят от кольчатых червей или от каких-то предковых червей, близко родственных кольчатым. К членистоногим принадлежат наиболее прогрессивные и процветающие из всех беспозвоночных; неудивительно поэтому, что они постоянно привлекали к себе внимание как возможные предки позвоночных. Наиболее вероятными кандидатами на эту роль являются паукообразные. Пауки — самые обычные представители этой группы, хотя скорпионы — более генерализованные формы. Еще более примитивны водные паукообразные, в том числе мечехвост (*Limulus*) и его родичи, жившие в глубокой геологической древности: высказывались предположения, что одна древняя вымершая группа, *Eurypteridae*, близка к предкам позвоночных.

У паукообразных, так же как у кольчатых червей, имеется брюшная нервная цепочка. Поэтому здесь возникает та же проблема, что и с кольчатыми червями: верхняя и нижняя поверхности должны поменяться местами, вместо старого ротового отверстия должно образоваться новое и т. д. Опять-таки, как и в случае кольчатых червей, мы сталкиваемся с заметными отличиями от позвоночных в смысле сегментации, а также с полным отсутствием у паукообразных хорды и жаберных щелей. Дополнительное затруднение состоит в наличии у паукообразных многочисленных сложных членистых конечностей, типичных для всех членистоногих. Совершенно невозможно представить себе, чтобы эти конечности могли превратиться в плавники рыб; они должны были исчезнуть, прежде чем могло начаться развитие конечностей позвоночных. Тело древних *Eurypteridae* было покрыто хитиновым панцирем, который у ряда форм обладал внешним сходством с костным панцирем некоторых ископаемых рыб, подобных изображенному на рис. 18. Однако даже это сходство бессмысленно, поскольку сходны верхняя сторона с верхней и нижняя с нижней, а между тем с учетом переворачивания с брюшной стороны на спинную следовало бы ожидать сходства нижней стороны паукообразных и верхней — позвоночных. Итак, чтобы из паукообразного могло возникнуть позвоночное, предполагаемый предок должен был утратить почти все свои характерные признаки, которыми он обладал, и превратиться в аморфную массу, а уж затем возродиться в виде позвоночного.

Предложен один занятный вариант теории происхождения позвоночных от паукообразных, который снимает целый ряд затруднений, вызванных необходимостью перевернуть паукообразное с брюшной стороны на спинную, чтобы превратить его в позвоночное. Согласно этой теории, никакого перевертывания и не было. Пищеварительный канал членистоногих имеет расширения и подразделения, сходные с полостями головного и спинного мозга позвоночных. Теория исходит из допущения, что первоначальная нервная цепочка паукообразных переместилась вверх и окружила первоначальный пищеварительный канал, который превратился в полости нервной системы; тем временем образовался совершенно новый пищеварительный тракт в результате замыкания бороздок, имеющих на вентральной поверхности тела между членистыми конечностями. Технически эта теории разрешает трудности, возникающие при «переворачивании» животного, но она, по-видимому, создает новые, не менее сложные проблемы. Адекватного объяснения замены одной пищеварительной

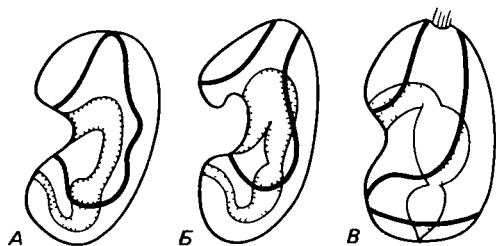
системы на другую не существует, промежуточные стадии, мягко говоря, трудно себе представить, и эмбриологические данные не подтверждают принимаемые допущения

### РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ С ИГЛОКОЖИМИ

На первый взгляд это может показаться странным, но самые убедительные сведения о родстве с хордовыми дает изучение иглокожих — морских звезд морских ежей и т. п. Исследования в нескольких направлениях показывают, что, несмотря на очевидные и резкие различия, эти два типа тем не менее родственны между собой. У большинства позвоночных образование мезодермы — сложный процесс, но у ланцетника она закладывается в виде карманов отходящих от кишечника, — точно так же, как у иглокожих. Далее, тело ланцетника построено из длинного ряда сегментов, а у низших хордовых имеются только три сегмента, у иглокожих их тоже три. Кроме того, покрытая ресничками личинка некоторых полухордовых (рис. 12) так похожа на личинок иглокожих, что до тех пор, пока не изучили индивидуальное развитие полухордовых, их личинок считали личинками морской звезды.

Биохимические данные также свидетельствуют об этом родстве. Белки сыворотки крови у разных форм сильно варьируют и в общем чем ближе родство между двумя животными, тем более сходны у них эти белки. Изучение сывороток баланоглоссов и низших хордовых выявило их близость к сывороткам иглокожих, но не других беспозвоночных. Биохимический анализ мышечных тканей также указывает на родство между этими двумя группами. В мышцах животных содержатся фосфаты, которые ускоряют высвобождение энергии, необходимой для работы мышц. У позвоночных эту роль играет креатинфосфат, а у большинства беспозвоночных — аргининфосфат. Но в мышцах некоторых иглокожих содержится кроме аргининфосфата также и креатинфосфат, аргининфосфат содержится также в мышцах некоторых оботочников и (вместе с креатинфосфатом) — у некоторых полухордовых. Все эти факты еще больше убеждают нас в родственных отношениях между иглокожими и хордовыми.

Большинству исследователей приведенные аргументы представляются убедительными. Однако не все придерживаются таких взглядов, и некоторые ученые



Схемы личинок (вид сбоку слева, сильно увеличены) голотурии (А) морской звезды (Б) и баланоглосса (В). Жирными линиями изображены ленты ресничек. Пищеварительный тракт (покрыт точками) просвечивает через прозрачное тело. Личинки обладают билатеральной симметрией. (По Delage, Herouard)

недавно выдвинули веские возражения против родства позвоночных с иглокожими, провозгласив вместо этого возможными предками позвоночных немертин. Другой крайней точки зрения придерживаются авторы, полагающие, что ряд форм, которых обычно считают отклоняющимися вымершими иглокожими на самом деле были ранними, но уже очень сложными хордовыми. В будущем нам, возможно, придется изменить свое мнение, однако пока мы предпочитаем придерживаться теории, изложенной выше.

### ФИЛОГЕНИЯ ХОРДОВЫХ

Что означает сходство между иглокожими и хордовыми? Разумеется, позвоночные и их хордовые родичи не могли произойти от иглокожих с их специализированными органами, скелетными пластинками и их ясно выраженной (хотя и вторичной) радиальной симметрией. Совершенно очевидно, что такие формы как морская звезда или морской еж, далеки от любой линии, ведущей к позвоночному. Следует, однако, учитывать одно обстоятельство. Большинство иглокожих — свободноплавающие формы, в той или иной степени способные к передвижению, но, как показывает палеонтологическая летопись, предки иглокожих вели сидячий образ жизни. Одна группа ныне живущих иглокожих — морские лилии (*Crinoidae*) — все еще состоит главным образом из таких сидячих форм. Животное прикрепляется к морскому дну с помощью стебелька, а от его компактного тела отходит несколько перистых лучей, или рук. Вдоль этих рук расположены ленты ресничек, отфильтровывающие из воды пищевые частицы и подгоняющие их ко рту.

Здесь, как может показаться, лежит ключ к разрешению этой проблемы. Именно такой образ жизни ведут маленькие крыложаберные, которые как мы видели, несомненно, родственны позвоночным, несмотря на свое простое строение и отсутствие почти всех диагностических признаков позвоночных и даже хордовых.

Хотя примитивные иглокожие и крыложаберные резко различаются по многим признакам, их нетрудно вывести от некоего далекого общего предка, и, если не считать маленького хоботка, связывающего их с кишечнодышащими, крыложаберные, несомненно, близки к тому типу организации, который следует предполагать для этого предка.

Итак, имеющиеся данные с достаточной степенью очевидности позволяют считать, что этот предок был сидячей донной формой: он питался пищевыми частицами, которые захватывал и подносил ко рту с помощью вытянутых рук-лофофоров. На этой основе можно построить разумную теорию эволюции хордовых (рис. 13). В настоящее время существует немало подобного рода небольших животных, захватывающих пищу при помощи лофофоров: к ним относятся, в частности, брахиоподы и крошечные мшанки. Высказываются предположения, что эти формы находятся хотя бы в отдаленном родстве с иглокожими и хордовыми и что предок хордовых, весьма вероятно, был одним из ряда таких животных, снабженных лофофорами. От него в результате развития различных специализированных органов могли произойти иглокожие, а от них почти без изменений, если не считать утолщения области воротника и развития небольшого хоботка, возникли, по-видимому, крыложаберные.

Развитие истинных признаков хордовых началось с изменения способа

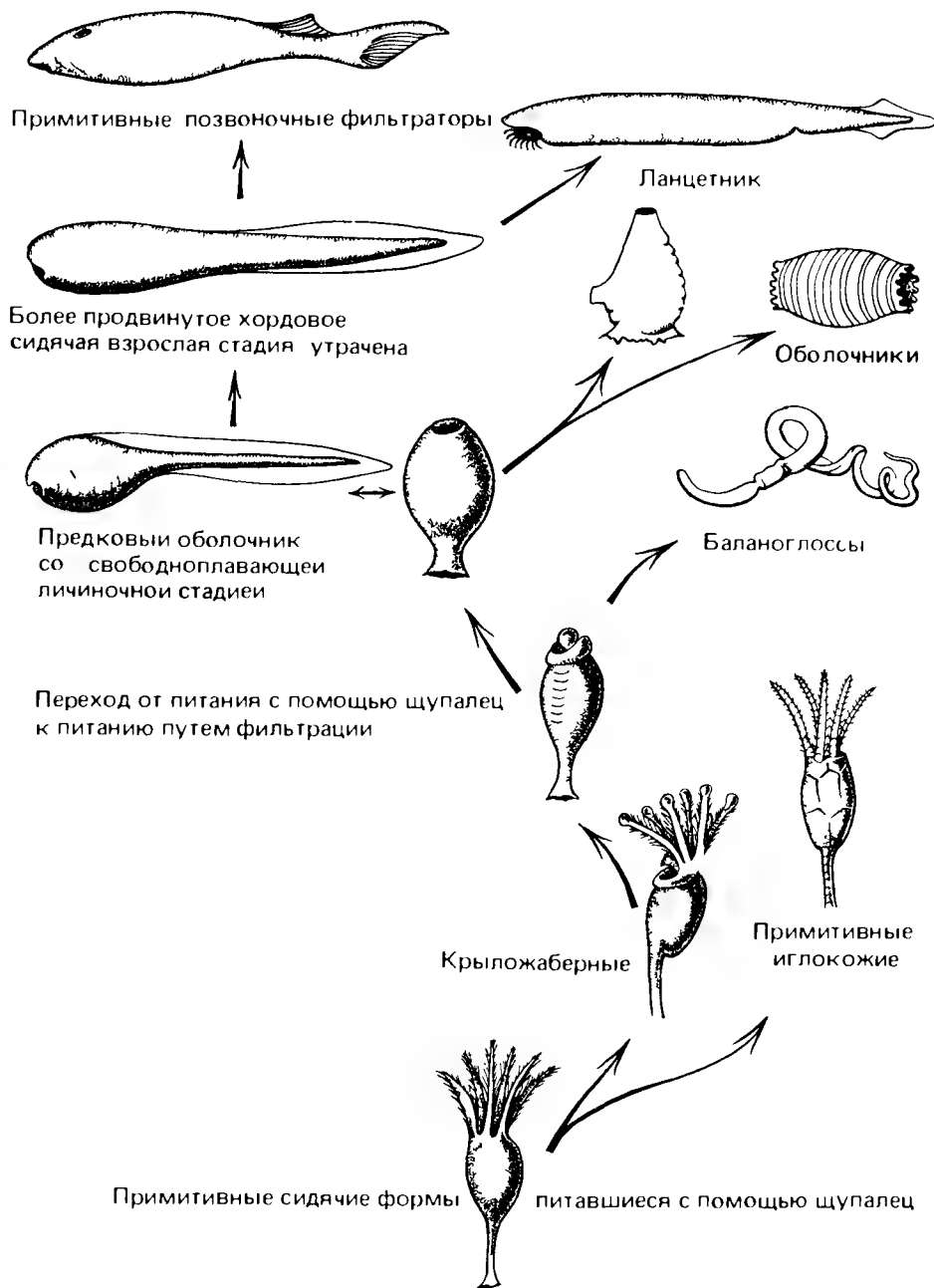


Рис 13 Схематическое родословное древо, демонстрирующее возможный путь эволюции позвоночных. Иглокожие могли возникнуть от форм, довольно сходных с мелкими крыложаберными, баланоглоссы — от потомков крыложаберных, которые в процессе эволюции приобрели жаберный аппарат, но в остальном продвинулись мало. Оболочники представляют ту стадию, на которой жаберный аппарат высоко специализировался для питания, однако наиболее важная их особенность — возникновение у некоторых форм свободноплавающей личинки, обладающей хордой и нервным стволом. В процессе дальнейшей эволюции, ведущей к ланцетнику и позвоночным, произошел отказ от сидячей взрослой стадии, так что именно личиночная форма положила начало прогрессивному развитию. (Из Romer, The Vertebrate Story, University of Chicago Press)

добывания пищевых частиц — замена захвата пищи с помощью лофофор фильтрацией через жаберные щели. Даже у одного из крыложаберных образ валась единственная пара жаберных щелей, способствующих, по-видимому попаданию пищевых частиц в пищеварительный тракт. С увеличением размер и сложности фильтрующей жаберной системы лофофоры исчезли. Кишечны дышащие, все еще ведущие в основном сидячий образ жизни, являются, вероятно, боковой ветвью, возникшей на этой стадии эволюции.

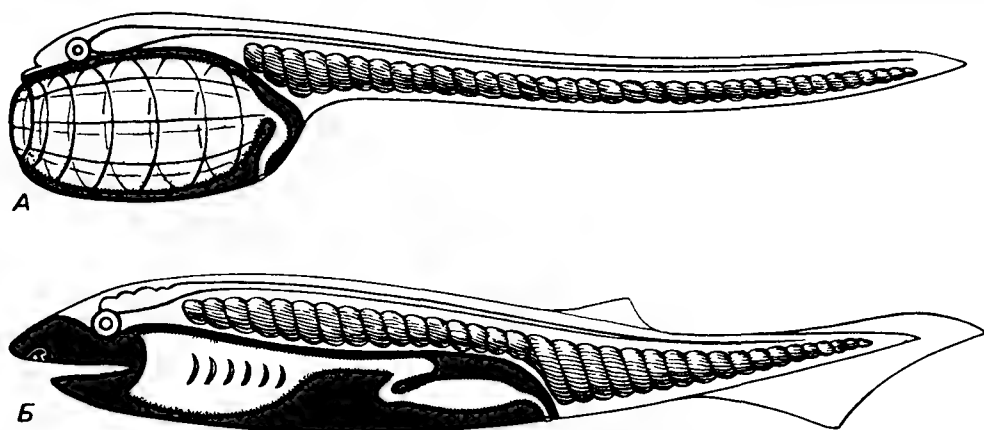
Дальнейшее совершенствование механизма глоточного процеживания привело в конечном счете к возникновению в результате эволюции одной из более высоких ветвей типичных оболочников, у которых животное в целом — все лишь высокоспециализированное приспособление для отфильтровывания пищевых частиц. Однако на этой стадии, по-видимому, появилось новое приспособление, которому было суждено в корне изменить всю картину эволюции более высокоорганизованных хордовых.

Зародыш или личинка организма, ведущего сидячий образ жизни, должен отыскивать подходящее место на дне моря, где могли бы обосноваться на всю жизнь. Как достичь такого места? У некоторых кишечнодышащих, как было отмечено, личинки покрыты ресничками, но способность этих личинок к передвижению ограничена. Гораздо более эффективны личинки типа головатиков, которые могли появиться прежде, чем был достигнут уровень оболочников. У таких личинок имеется мускулистый хвост, которому хорда придает прочность; нервный тяж и отходящие от него нервные волокна регулируют локомоцию, а органы чувств направляют движение этой новой плавающей формы к подходящему месту, где она могла бы прикрепиться для продолжения существования во взрослом состоянии.

С возникновением личинки этого нового типа в эволюции хордовых открылось совершенно новое направление — стал возможным новый, активный образ жизни. Консервативные формы пошли по пути, приведшему к оболочникам. Но для других форм появилась иная возможность — неотения. Животное перестало «переходить к оседлому образу жизни». Личиночные локомоторные структуры сохранились на всю жизнь, хотя животные продолжали питаться с помощью фильтрации; теперь глоточный фильтрующий аппарат можно было переносить с места на место в зависимости от наличия благоприятных условий. Ланцетник, хотя он несколько отклоняется от прямой восходящей линии, представляет более продвинутую стадию эволюции, на которой фильтрационный способ питания еще сохраняется, но типичный для предковых форм сидячий образ жизни заменен на свободноплавающий. Возможности, открывающиеся благодаря свободному передвижению, вызвали эволюционный взрыв, заложивший основы великой истории эволюции позвоночных.

### «ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ» И СОМАТИЧЕСКИЙ»

В последующих главах мы будем часто встречать термины **висцеральный** и **соматический**: висцеральные и соматические скелетные структуры, висцеральные и соматические мышцы и висцеральные и соматические нервы. Висцеральные структуры относятся главным образом к кишке (в особенности к глотке) и ее производным, а соматические — к «наружной» трубке тела (рис. 2. Б). Может показаться, что эти два термина обозначают лишь местоположение



Схема, поясняющая различия между «висцеральными» и «соматическими» структурами у хордовых. А. Обобщенное хордовое, в главных чертах соответствующее личинке оболочника, но сохраняющее личиночные признаки во взрослом состоянии. Б. Подлинное позвоночное. Висцеральная область окружена черным полем. На схеме А соматическая область лежит позади висцеральной (соответствующей предковому хордовому), не считая того, что органы чувств и передняя часть нервного ствола дорсально заходят вперед. У позвоночного (Б) висцеральная и соматическая области в значительной степени перекрываются, и интеграция между ними усиливается.

структуры и ничего более, однако разграничение висцеральных и соматических структур имеет, возможно, глубокие филогенетические корни (рис. 14)

Низшее хордовое, примером которого служит одиночная асцидия, состоит в основном из глотки и кишечника с такими необходимыми добавлениями, как гонады и очень простая нервная система. Если не считать того, что снаружи животное, разумеется, покрыто кожей с туникой, оно в сущности представляет собой висцеральную часть позвоночного. Соматическую часть составляют новые органы, связанные с движением: плавательные мышцы, хорда и более высоко развитые нервная система и органы чувств, необходимые для управления движением. Вначале эти соматические структуры были как бы придатком, присоединенным сзади к висцеральному животному, и принадлежали главным образом личиночной стадии. По мере эволюционного развития позвоночных взаимное перекрывание и координация висцеральной и соматической областей все больше расширялись. Но даже и в настоящее время первоначальная особенность все еще сохраняется и проявляется как в процессе развития, так и во взрослом организме. Во многих аспектах позвоночное можно рассматривать как два отдельных животных — висцеральное и соматическое. Они спаяны в единую структуру, но следы былой обособленности еще не стерлись. Спайка несовершенна.

## Глава 3

# КТО ЕСТЬ КТО СРЕДИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Изучение органов и систем органов, их разнообразных форм и функций (именно то, чему посвящена эта книга) дает лишь одностороннее представление о позвоночных. А между тем нам необходимо иметь представления не только об отдельных частях животного, но и о животном как целом, о его жизни и месте в природе. Изучив позвоночных по этой книге, мы получим о них не более полное представление, чем если бы пытались понять природу человека, вскрывая трупы и пройдя курс физиологии. Хотелось бы надеяться, что студенты воспользуются еще и книгами по «естественной истории» позвоночных и приобретут кое-какие сведения о живых организмах, тела которых мы здесь «вскрываем». В настоящей главе дан общий обзор позвоночных и их распределение по группам, с тем чтобы стало понятным место каждого рассматриваемого животного в филогенетической системе.

### ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Палеонтологическая летопись и представленные в ней вымершие животные заслуживают большого внимания. В сравнительной анатомии мы нередко сопоставляем органы современных членов различных групп так, будто одни из них происходят от других — млекопитающие от современных рептилий, а рептилии — от современных амфибий и рыб. Совершенно очевидно, однако, что это не так. Черепаха — рептилия, но она не является предком млекопитающих. У нее было столько же времени, чтобы дивергировать от общего ствола примитивных рептилий, как и у млекопитающего. Лягушка — амфибия, но это определенно не та амфибия, от которой произошли более прогрессивные наземные позвоночные. Только с помощью палеонтологии, т. е. изучения ископаемых остатков животных, мы можем надеяться узнать, какими были истинные предки, давшие начало разнообразным ныне живущим позвоночным. Конечно, ископаемые остатки не всегда принадлежат именно настоящим предковым формам, однако во многих случаях они очень близки к ним и, безусловно, гораздо более сходны с ними, чем любые современные формы.

Для рассмотрения ископаемых форм необходимо иметь некоторое представление о геохронологической шкале (табл. 1). Геологи делят историю Земли, возраст которой составляет несколько миллиардов лет, на крупные единицы времени — **эры**, каждая из которых подразделяется на ряд **периодов**. О жизни в самых ранних эрах достоверных сведений очень мало: палеонтологическая летопись почти целиком относится к трем последним эрам, соответствующим примерно полумиллиарду лет истории Земли. Первая из них — **палеозойская**

ТАБЛИЦА 1 Геологические периоды (со времени появления обильных ископаемых остатков)

| Эра (и ее продолжительность)                                | Период              | Время <sup>1</sup> с начала каждого периода, млн. лет | Эпоха                 | Жизнь                                                                                                                                                                       |
|-------------------------------------------------------------|---------------------|-------------------------------------------------------|-----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Кайнозой</i><br>(век млекопитающих, примерно 65 млн лет) | Четвертичный        | 2 +                                                   | Голоцен (современная) | Современные виды и подвиды, господство человека                                                                                                                             |
|                                                             |                     |                                                       | Плейстоцен            | Современные виды млекопитающих или их предшественники, исчезновение крупных млекопитающих, широко распространенное оледенение                                               |
|                                                             | Третичный           | 65                                                    | Плиоцен               | Появление многих современных родов млекопитающих                                                                                                                            |
|                                                             |                     |                                                       | Миоцен                | Возникновение современных подсемейств млекопитающих, распространение травянистых равнин, эволюция травоядных млекопитающих                                                  |
|                                                             |                     |                                                       | Олигоцен              | Возникновение современных семейств млекопитающих                                                                                                                            |
|                                                             |                     |                                                       | Эоцен                 | Возникновение современных отрядов и подотрядов млекопитающих                                                                                                                |
| <i>Мезозой</i><br>(век рептилий, примерно 165 млн лет)      | Мел                 | 135                                                   | Палеоцен              | Господство примитивных млекопитающих                                                                                                                                        |
|                                                             |                     |                                                       |                       | Господство покрытосеменных растений, вымирание крупных рептилий и аммонитов к концу этого периода                                                                           |
|                                                             | Юра                 | 190                                                   |                       | Господство рептилий на суше, в морях и в воздухе, первые птицы, примитивные млекопитающие                                                                                   |
|                                                             | Триас               | 230                                                   |                       | Первые динозавры черепахи, ихтиозавры, плезиозавры, млекопитающие, господство саговников и хвойных                                                                          |
| <i>Палеозои (примерно 360 млн лет)</i>                      | Пермь               | 280                                                   |                       | Радикация рептилий, заменивших амфибий в роли господствующей группы, широкое оледенение в Южном полушарии                                                                   |
|                                                             | Карбон <sup>2</sup> | 350                                                   |                       | Леса из папоротников и семенных папоротников, из остатков которых образовались мощные пласты каменного угля, обилие акул и морских лилий, радиация амфибий, первые рептилии |



|         |     |                                                                                                                                            |
|---------|-----|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Девон   | 410 | «Век рыб»; первые деревья (леса); появление амфибий                                                                                        |
| Силур   | 430 | Заселение суши растениями и членистоногими; примитивные рыбы                                                                               |
| Ордовик | 500 | Во многом то же самое что и в кембрии; очень немногочисленные следы панцирей рыб; господство плеченогих и головоногих                      |
| Кембрий | 590 | Появление всех основных типов и многих классов; первые позвоночные (щитковые); господство трилобитов и плеченогих; разнообразные водоросли |

<sup>1</sup> Оценки времени основаны на скорости распада радиоактивных веществ, содержащихся во многих отложениях.

<sup>2</sup> Карбон часто делят на два периода: миссисипий (более древний) и пенсильваний (более поздний)

эра, или эра древней жизни,— охватывает примерно 340 млн. лет и делится на шесть периодов. Среди ископаемых остатков, сохранившихся в морских отложениях самого древнего периода этой эры (кембрийского), представлены почти все крупные группы животных, кроме позвоночных, если не считать нескольких обломков панциря. В двух следующих периодах — ордовике и силуре — обнаружены остатки небольшого числа древних бесчелюстных. В девонских отложениях, как морских, так и пресноводных, остатки рыб столь обильны и разнообразны, что девонский период иногда называют «веком рыб». Континентальные отложения девонского периода свидетельствуют о том, что для некоторых регионов в это время были характерны сезонные засухи, подобно наблюдаемым в ряде тропических регионов в наши дни. Периоды обильных дождей чередовались периодами пересыхания рек и стагнации внутренних водоемов. Такие условия могли оказать сильное влияние на эволюцию рыб и на развитие жизни на суше; однако единого мнения по этому вопросу пока не существует.

В самом конце девона появились первые четвероногие позвоночные — амфибии. Примитивные представители этой группы часто встречаются в болотных отложениях, характерных для карбона — периода, в течение которого образовались основные угольные пласты Европы и Северной Америки. Задолго до окончания этого периода появились первые рептилии, которые стали обычными наземными животными в перми — завершающем периоде палеозойской эры.

**Мезозойскую эру**, «средневековье» в истории жизни, часто называют веком рептилий, потому что члены этого класса господствовали на суше на всем протяжении мезозоя, а многие ныне вымершие формы рептилий процветали в морях и в воздухе. Высшие группы позвоночных впервые возникли в мезозое; самые первые млекопитающие появились к концу триаса, а самые первые птицы — в конце юры, однако обе эти группы оставались мало заметными до конца мезозоя.

**Кайнозойскую эру**, или эру новой жизни, называют веком млекопитающих. К концу мезозоя разнообразие и численность рептилий значительно уменьшились, и этот класс позвоночных перешел в свое нынешнее обедненное состояние. В начале кайнозоя появились современные формы птиц, а самым заметным событием была быстрая эволюция млекопитающих, приведшая к возникновению разнообразных прогрессивных групп, господствующих на суше в настоящее время. Периоды можно разбить на более мелкие единицы времени — эпохи: в табл. 1 приведены эпохи кайнозойской эры главным образом для того, чтобы показать, как постепенно млекопитающие заняли господствующее положение в животном мире.

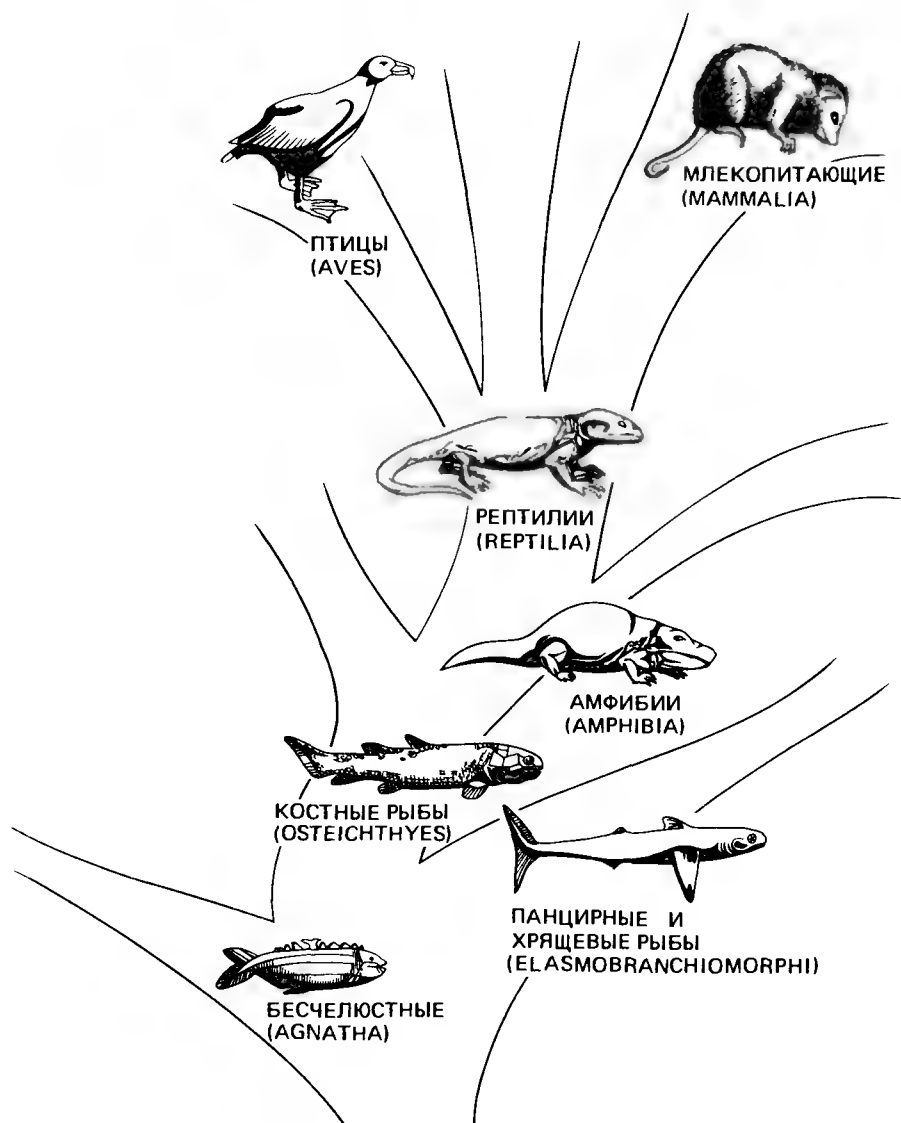
## КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Животные, имеющие позвоночник, составляют главный подтип Vertebrata типа Chordata (система классификации позвоночных в форме таблицы дана в приложении 1). Ученые еще не пришли к единой общепринятой классификации позвоночных, и по поводу этого вопроса постоянно возникают горячие споры. Разногласия до некоторой степени связаны с используемыми таксономическими методами, хотя они не всегда бывают отражены в создаваемой в конечном итоге системе. Суть проблемы кроется, однако, в различных представлениях о филогении позвоночных и родственных связях между разными группами, в особенности вымершими, сведения о которых по понятным причинам далеко не полны. В этой главе мы рассмотрим одну последовательную систему. В ряде случаев отмечены моменты, по которым разногласия особенно велики, но необходимо учитывать, что многие положения, излагаемые здесь как «факты», на самом деле всего лишь мнения и притом даже разделяемые меньшинством. Быть может, ни один специалист в области систематики не согласится со *всеми* нашими выводами; вполне вероятно, что ко времени выхода этой книги в свет мы сами изменим наши взгляды по некоторым вопросам. В общем мы стоим на консервативных позициях, склоняясь больше к «объединителям», чем к «дробителям», и пользуемся традиционным, а не кладистским подходом.

Первым шагом в создании системы позвоночных следует считать разделение их на ряд классов. Отличительные признаки некоторых из этих классов очевидны каждому, кто хотя бы немного знаком с природой. К классу **Mammalia** относятся млекопитающие, хорошо известные всем теплокровные животные, покрытые шерстью; к ним принадлежит и сам человек. Птиц — класс **Aves** — легко узнать по наличию у них перьев и крыльев; для них, как и для млекопитающих, характерна высокая температура тела, которую они способны регулировать. Животные, относящиеся к классу **Reptilia**, лишены прогрессивных признаков, имеющих у птиц и млекопитающих, и стоят на более низкой

ступени эволюции; обитают рептилии главным образом на суше; современные представители — ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы. К четвертому классу **Amphibia** принадлежат лягушки, жабы, тритоны, саламандры; это четвероногие (обычно и во всяком случае исходно) животные, во многих отношениях напоминающие рыб.

Остальных низших позвоночных обычно объединяют под названием «рыбы» и иногда все эти формы (или большую их часть) относят к одному классу, поскольку они в общем построены по единому плану, обитают в воде, снабжены жабрами и передвигаются при помощи плавников, а не ног. Однако такая точка зрения, высказываемая человеком, — крайне субъективна. Обладая треска разумом, она с возмущением бы заявила, что с равным основанием всех наземных животных можно причислить к одному классу, поскольку с ее точки зрения лягушки и люди очень сходны — те и другие обладают четырьмя конечностями и дышат легкими. И в самом деле, если подойти к делу объективно, то треска



Упрощенное родословное древо позвоночных (Главным образом по Romer)

и минога, находящиеся на двух противоположных концах «царства» водных позвоночных, различаются по своему строению гораздо сильнее, чем амфибия и млекопитающее. Вероятно, лучше всего разбить низших позвоночных на три класса: класс **Agnatha** — бесчелюстные, к которым относятся ныне живущие миноги и их ископаемые родичи; класс **Elasmobranchiomorphi** — некоторые вымершие панцирные рыбы и ныне живущие хрящевые рыбы, акулы и их родичи; класс **Osteichthyes** — высшие костные рыбы, к которым относится преобладающее большинство современных форм. Другие исследователи выделяют у рыб с десятков разных классов.

Семь перечисленных выше классов можно сгруппировать в два надкласса: надкласс **Pisces**, объединяющий три класса рыб, и надкласс **Tetrapoda** (четвероногие животные), объединяющий четыре остальных класса.

Надкласс Pisces

Класс Agnatha

Класс Elasmobranchiomorphi

Класс Osteichthyes

Надкласс Tetrapoda

Класс Amphibia

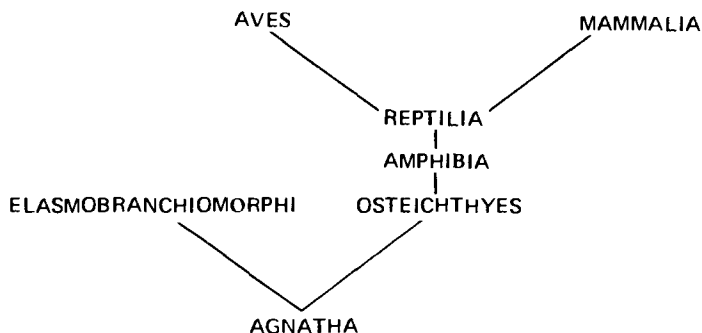
Класс Reptilia

Класс Aves

Класс Mammalia

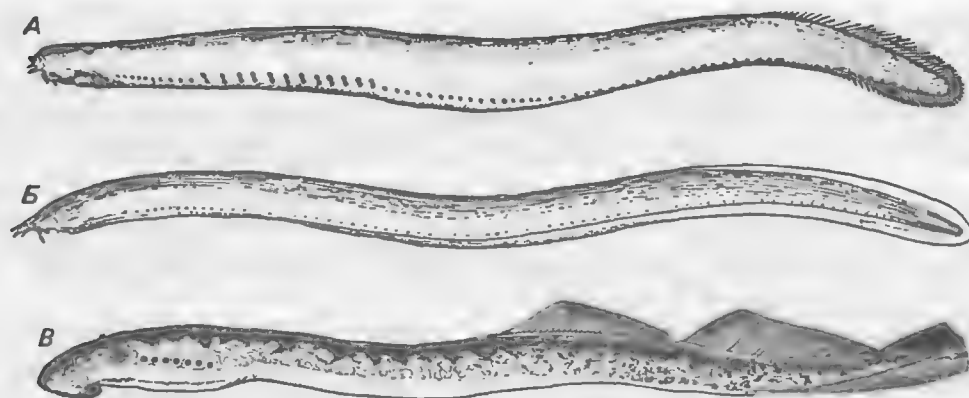
Это лишь один из нескольких различных способов группировки классов позвоночных. Некоторые авторы, придающие особое значение развитию челюстей, противопоставляют Agnatha всем остальным позвоночным — челюстноротым (**Gnathostomata**). По другой системе три высших класса объединяют в группу **Amniota**, а четыре других — в группу **Anamnia**. Такое разделение основано на том, что у Amniota имеется особая зародышевая оболочка — амнион, окружающая развивающийся зародыш. Для низших форм характерен довольно простой способ размножения — они откладывают яйца в воду, и молодь развивается в воде, тогда как Amniota, даже если они живут в воде, откладывают яйца на суше. У рептилий яйца покрыты плотной скорлупой, внутри которой происходит сложный процесс развития (см. гл. 5). Некоторые рептилии и почти все млекопитающие рожают живых детенышей, но эмбриональное развитие у них в общем происходит одинаково.

В простейшем виде филогению позвоночных (рис 15) можно изобразить следующим образом

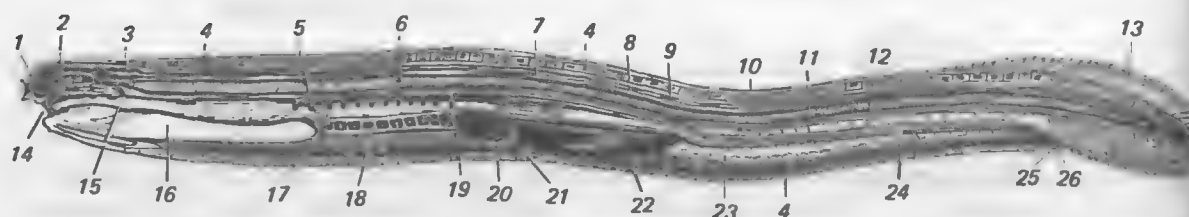


## БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ

Ныне живущие **миноги** и **миксины**, объединяемые под названием круглоротых (**Cyclostomata**; Рис. 16 и 17) образуют низшую группу позвоночных —



Три вида круглоротых. Представители отряда Мухиноidea: А — пиявкорот (*Bdellostoma*) и Б — миксина (*Muxine*). В — представитель отряда Petromyzontia — минога (*Petromyzon*. (Из Dean.)



Пиявкорот в продольном разрезе. 1 — преназальный синус; 2 — роговые зубцы; 3 — головной мозг; 4 — миомеры; 5 — внутренние жаберные отверстия; 6 — хорда; 7 — оболочка хорды; 8 — миосепта; 9 — оболочка спинного мозга; 10 — нервная трубка (спинной мозг); 11 — спинная аорта; 12 — задняя кардинальная вена; 13 — лучи спинного плавника; 14 — ротовое отверстие; 15 — проток из обонятельного мешка в глотку; 16 — выдвигающийся «язык»; 17 — глотка; 18 — жаберный мешок; 19 — брюшная аорта; 20 — желудочек сердца; 21 — предсердие; 22 — печень; 23 — мочеполовые органы; 24 — кишечник; 25 — анальное отверстие; 26 — половая пора.

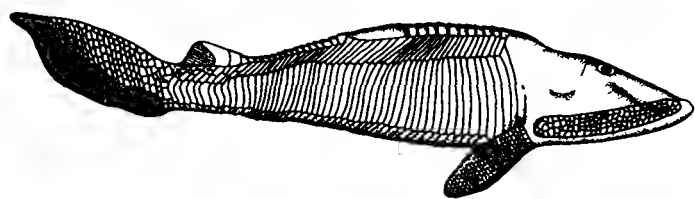
класс *Agnatha*, или бесчелюстные. Наиболее хорошо изучена морская минога (*Petromyzon marinus*). Внешне она напоминает угря, но строение ее гораздо примитивнее (настоящие угри — высокоорганизованные костные рыбы). Тело у миноги мягкое, чешуя отсутствует, скелет целиком хрящевой, совершенно лишенный костных элементов. Ни парных плавников, ни челюстей у нее нет. Однако взрослая минога — это хищник; ее округлая предротовая воронка образует присасывательный диск, с помощью которого она прикрепляется к рыбам и высасывает из них кровь, а имеющаяся во рту зазубренная язычная пластинка успешно заменяет отсутствующие челюсти. Высоко на голове расположена непарная ноздря, которая ведет в обонятельный мешок и далее в гипофизарный карман (см. т. 2, с. 204). Жаберные отверстия представляют собой не щели, как у рыб, а сферические мешки, соединенные узкими отверстиями с глоткой (точнее, с дыхательной трубкой) и с поверхностью тела. Различные менее очевидные структурные признаки, о которых говорится в последующих главах, обладают у миног рядом особенностей, отличающих их от рыб; одни из этих особенностей примитивны, другие аберрантны, а третьи — высоко специализированны.

Миксины, покрытые чрезвычайно обильной слизью и обитающие только в море, во многом отличаются от миног. Различия между миногами и миксинами так велики, что их относят к разным отрядам: соответственно *Petromyzontes* и *Myxinoidea*, и название «круглоротые» используют только в качестве общего. Зазубренный язык у миксин имеется, но на месте ротовой присоски у них располагаются короткие щупальца. Миксины, не будучи активными хищниками, питаются главным образом падалью и вгрызаются, проделывая ходы, в тело мертвых или ослабевших рыб. Ноздря расположена у них на переднем конце, а не на верхней стороне головы, а жаберные мешки у некоторых форм не открываются непосредственно наружу, а соединены между собой, открываясь одним общим отверстием на каждой стороне тела. Строение скелета у миксин и у миног также различается.

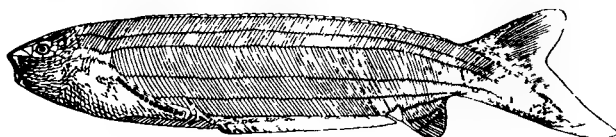
Миксины откладывают яйца в море, где из них развиваются молодые особи. В отличие от этого у морских миног личинки развиваются в пресной воде, поэтому каждую весну миноги поднимаются вверх по рекам для нереста. Личиночная стадия (пескоройка) продолжается несколько лет: большую часть времени пескоройки проводят, зарывшись в ил на дне ручьев или рек. Эти личинки вовсе не хищники; у них нет ни зазубренного языка, ни присоски. Они питаются, отфильтровывая частицы пищи из воды, в общем так же, как это делает ланцетник. Вода, загоняемая в рот при помощи мышц (а не ресничек, как у ланцетника), проходит через глотку, в которой даже имеется структура, сравнимая с эндостием ланцетника, а затем выходит наружу через жаберные щели. К концу личиночного периода происходит резкое изменение структуры — метаморфоз, — и молодая минога, у которой полностью развиты все признаки взрослой формы, спускается в море. Однако миноги могут оставаться в пресных водоемах и на всю жизнь; так, морская минога успешно заселила в Северной Америке Великие озера, а некоторые мелкие виды миног никогда не становятся хищниками, размножаются в своих родных речках и проводят в них всю жизнь.

Принято считать, что отсутствие у круглоротых челюстей, а вероятно, и парных плавников является примитивным признаком. Однако примитивность других признаков этой группы вызывает сомнение. Имеются довольно веские основания рассматривать отсутствие у круглоротых костного скелета как вторичный признак; вряд ли можно предполагать также, что первые позвоночные были хищниками или питались падалью (взаимный каннибализм по меньшей мере невыгоден), а зазубренный язык свойствен только миногам. Круглоротые находятся на одной из ранних ступеней развития позвоночных, не будучи, однако, примитивными или предковыми позвоночными.

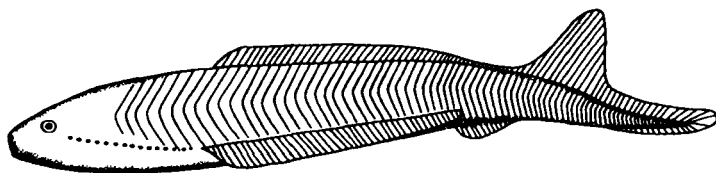
Как показывает палеонтологическая летопись, самыми древними и наиболее примитивными ископаемыми позвоночными, обнаруженными в кембрийских, ордовикских и силурийских отложениях и дожившими до девона, были мелкие рыбообразные существа, названные **щитковыми** (*Ostracodermi*) (рис. 18). Они принадлежат к нескольким группам (отрядам), а поэтому название *Ostracodermi* не фигурирует в приложении 1 в качестве формального термина. Внешне щитковые мало похожи на круглоротых, однако исследования, проведенные в течение этого века, в особенности работы шведского палеонтолога Э. А. Стеншио (E. A. Stensiö), показали, что щитковые — древние представители класса *Agnatha*. У многих щитковых, так же как у круглоротых, была лишь одна ноздря, расположенная высоко на голове.



А



Б



В

Ископаемые щитковые. А. *Hemicyclaspis* (Osteostraci), Б. *Pharyngolepis* (Anaspida). В. *Jamoytius* (Anaspida). У всех этих форм каждый жаберный мешок открывался наружу самостоятельно, а на верхней стороне головы по средней линии располагалась непарная ноздря. (А и Б — по Moy-Thomas, Miles В — по Ritchie.)

Многие щитковые (подобно круглоротым) не имели парных конечностей хотя у некоторых форм плаванию помогали своеобразные ласты, отходявшие от тела позади головы и сравнимые с грудными плавниками, или же складки тянувшиеся по обеим сторонам туловища и служившие своеобразными «стабилизаторами».

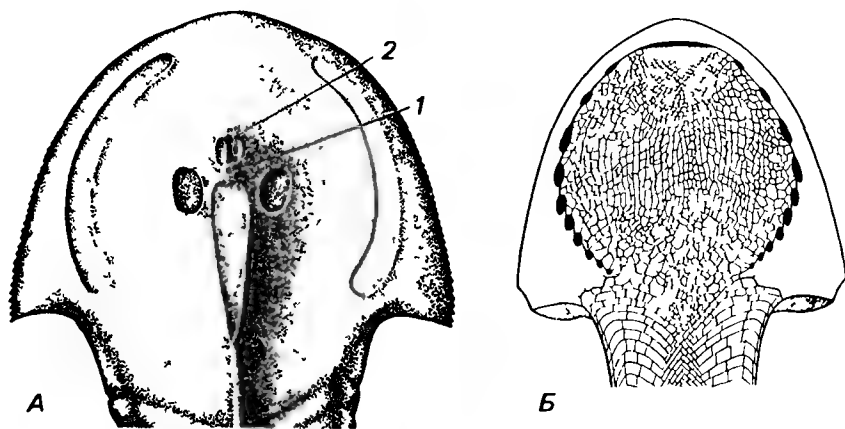
Главные отличия от современных круглоротых касаются скелета. Все щитковые были покрыты прочным костным панцирем или по крайней мере чешуей а у некоторых форм голова обладала также внутренним костным скелетом. Ранее считалось, что примитивные позвоночные (подобно современным круглоротым и акулам) были лишены костей и что их скелет был полностью хрящевым. Это, возможно, и справедливо в отношении еще более древних предковых хордовых и неполовозрелых щитковых, но преобладание костной ткани у самых древних из известных ископаемых позвоночных и данные, свидетельствующие об уменьшении, а не усилении степени окостенения на более поздних этапах эволюции у многих групп рыб, позволяют считать, что предковые позвоночные во взрослом состоянии были покрыты панцирем и что отсутствие костей у современных низших позвоночных — вторичный, а не примитивный признак.

Что касается причин этого раннего развития кости, то они точно не известны. Одно из предположений основано на том, что остатки этих древних позвоночных часто находят вместе с остатками эвриптерид — древних ракоскорпионов — и менее хорошо известных ракообразных, названных цератиокаридами. Обе эти группы членистоногих отличались прожорливостью и в среднем были значительно крупнее мелких щитковых, среди которых они жили. Возможно, что на ранних стадиях своей эволюции позвоночные служили пищей этим беспозвоночным хищникам и костный панцирь был средством защиты. Позднее, когда позвоночные стали крупнее, начали быстрее передвигаться и сами превратились в хищников, эвриптериды исчезли из палеонтологической летописи, а цератиокариды стали малочисленными. Высказывались также предположения

что панцирь препятствовал чрезмерным потерям воды или же содержал запасы кальциевых солей, однако ни одна из этих идей не кажется убедительной.

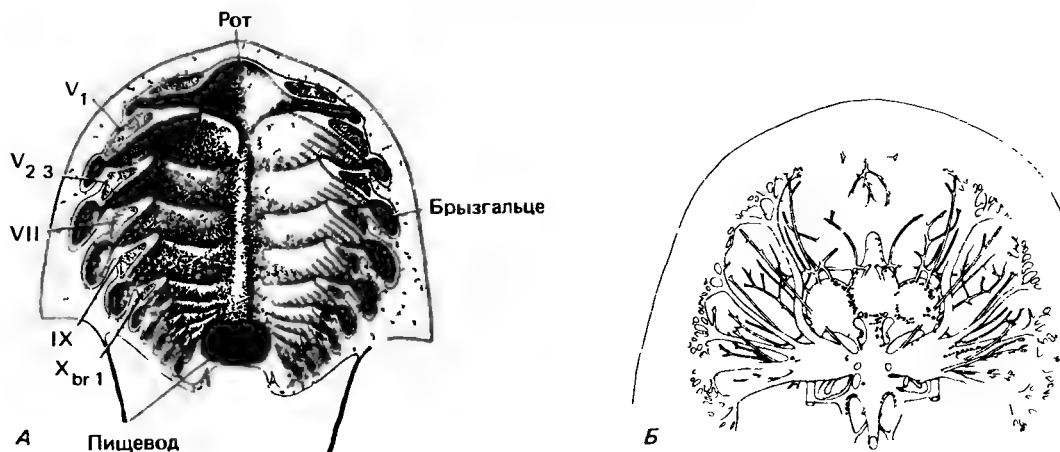
Щитковые не являлись единой небольшой группой сходных животных; это была очень разнообразная группа древних бесчелюстных форм, которых обычно (как и в этой книге) делят на четыре самостоятельных отряда. Наиболее хорошо известны *Osteostraci*, к которым относится, в частности, *Cephalaspis* (рис. 18, А). У них был сильно увеличен головной отдел (рис. 19), большую часть которого занимали обширные жаберные мешки. Отсутствие челюстей, а также других кусающих или перетирающих структур позволяет считать, что эти очень древние позвоночные, подобно предкам хордовых и личинкам современных миног, были фильтраторами и добывали пищу, отцеживая ее из воды с помощью жаберных щелей. Многие из них были способны передвигаться благодаря наличию хвоста, похожего на хвост рыбы, однако сильно уплощенное тело указывает на их относительно малую подвижность. *Osteostraci* заслуживают особого внимания, потому что их голова была целиком покрыта прочным костным панцирем. Тщательное препарирование таких панцирей дало возможность подробно изучить строение давно сгнившего жаберного аппарата, головного мозга, черепных нервов и кровеносных сосудов (рис. 20). У *Osteostraci*, так же как и у современных миног, была одна ноздря, расположенная на спинной стороне, между глазами.

Другой отряд *Anaspida* (рис. 18, Б), подобно *Osteostraci*, обладает непарной ноздрей, расположенной на голове по средней линии. Однако представители этого отряда не были уплощенными придонными формами, а больше походили на активных пловцов (хотя слабо развитые плавники заставляют сомневаться в проворстве *Anaspida*). Осевой скелет заходит в нижнюю лопасть хвостового плавника, которая крупнее верхней, в отличие от того, что характерно для акул, у которых он заходит в более крупную верхнюю лопасть; на более старых изображениях они перевернуты брюхом вверх. Вместо тяжелого панциря



Дорсальная (А) и вентральная (Б) поверхность головного отдела ископаемого *Cephalaspis* (*Ostracodermi*) (см. рис. 18, А). На дорсальной стороне видны отверстия для парных глаз, пинеального органа (1) и щель (2) для ноздри и гипофизарного выроста. Вентральная поверхность головы была покрыта мелкими пластинками, прикрывавшими ряд жаберных мешков. Окружные отверстия по обе стороны — жаберные отверстия; узкая щель впереди — ротовое отверстие. (По Stensio.)

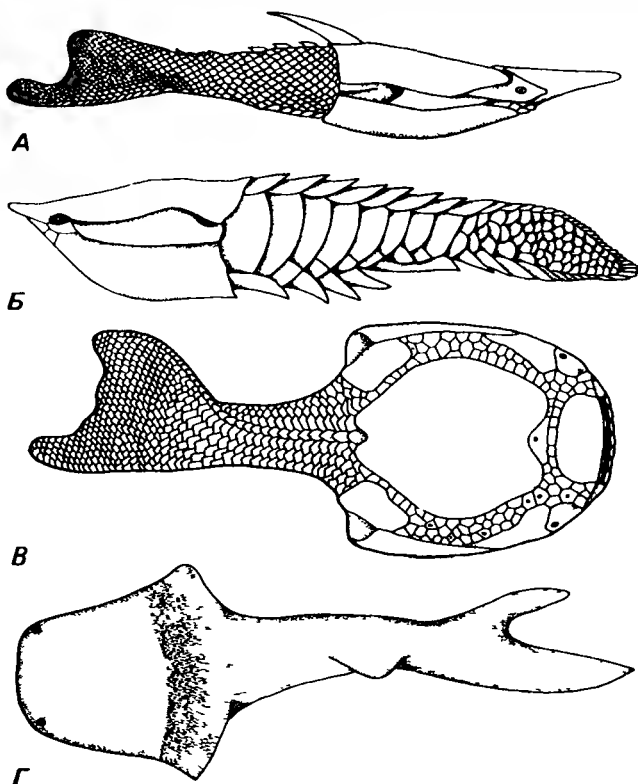




Строение головы щитковых отряда Osteostraci, реконструированное шведским палеонтологом Стеншио со многими деталями. А Реконструированная жаберная область (вентральная поверхность после удаления костей, покрывавших голову снизу). Рот очень маленький; обширная глотка служила для отфильтровывания пищевых частиц.  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ , VII, IX,  $X_{br1}$  — срезы жаберных нервов, связанных с последовательными жабрами (см. рис 404) По представлениям Стеншио, впереди брызгальца располагались два жаберных мешка, однако другие авторы считают, что первый изображенный здесь мешок соответствовал брызгальцу Б Отливка черепной полости глазниц и каналов, по которым проходили нервы и кровеносные сосуды, вид с вентральной стороны. (По Stensio.)

Anaspida были одеты более тонкими чешуевидными пластинками, а кость покрывала голову только снаружи, так что внутреннее строение этих животных почти неизвестно. Жаберные полости открывались наружу рядом мелких округлых отверстий, расположенных по бокам тела. Некоторые авторы полагают, что Anaspida были свободноплавающими формами, которые держались у поверхности воды и питались планктоном; более вероятно, однако, что они, подобно Osteostraci, обитали главным образом на дне, где питались, процеживая частицы пищи из ила. Интересно, что по крайней мере у одного из представителей Anaspida (рис. 18, В) скелет редуцирован, и по ряду причин можно считать, что он близок к предкам современных миног. Родственные связи миксин неизвестны; по мнению некоторых авторов, они находятся в умеренно близком родстве с миногами и поэтому, как можно предполагать, произошли от анаспид, однако другие исследователи выводят их от совсем иных форм.

Третий довольно обширный отряд щитковых составляют Heterostraci (рис 21, А—В). Голова этих животных была одета крупными костными пластинками, а остальное тело — мелкими костными чешуями. Они отличались от описанных выше щитковых отсутствием непарной дорсальной ноздри. Большинство исследователей полагают, что у них были парные ноздри (как у нас с вами у золотой рыбки и любых других обладающих челюстями позвоночных), и лишь немногие утверждают, что у них была одна передняя ноздря (как у миксин). У представителей Heterostraci жаберные мешки открывались наружу на каждой стороне тела одним общим отверстием, расположенным на заднем крае «головы». Внутренних окостенений было очень мало, а поэтому сведения об их анатомии крайне скудны. У типичных Heterostraci форма тела была довольно обтекаемая, напоминающая карикатурные изображения космических кораблей



Ископаемые щитковые А — В Представители отряда Heterostraci *Pteraspis* (А), *Anglaspis* (Б) *Drepanaspis* (В) Г *Logania* (отряд Coelolepida) Heterostraci отличались довольно обтекаемой формой тела, истинная форма тела Coelolepida неизвестна (По Moy-Thomas, Miles )

парных плавников не было, хотя латеральные и дорсальные шипы, возможно, оказывали некоторое стабилизирующее действие. Глаза располагались по бокам, а не на дорсальной поверхности головы, как у донных щитковых, а костные пластинки, окружавшие рот, вероятно, давали им некоторую возможность схватывать пищевые объекты. Таким образом, эти формы могли питаться падалью или даже нападать на таких мягкотелых животных, как черви; они необязательно должны были быть фильтраторами. Некоторые представители этого отряда имели уплощенное тело, и окостенение у них было незначительным (рис. 21, В); однако глаза у них располагались латерально, а рот был сдвинут к дорсальной поверхности, так что образ их жизни трудно себе представить. Были также уплощенные безглазые формы с трубчатым ртом.

Наконец, четвертый небольшой отряд *Coelolepida* представлен формами, в коже которых имелись лишь мелкие чешуйки (рис. 21, Г) Сведений о них очень мало, и мы их здесь рассматривать не будем.

Итак, к бесчелюстным позвоночным относятся две группы высокоспециализированных ныне существующих форм, многие из которых «дегенеративны», и четыре группы вымерших, а потому довольно слабо изученных животных. К сожалению, родственные связи бесчелюстных с другими группами остаются тайной. Никаких промежуточных форм между ними и низшими хордовыми не обнаружено. Самые ранние ископаемые остатки бесчелюстных — это всего лишь мелкие обломки костей, а не целые скелеты. По гистологическим данным их можно отнести к Heterostraci, но почти никаких других сведений из этих остатков извлечь не удастся. Современные миноги, по-видимому, представляют собой сильно модифицированных потомков *Anaspida*; происхождение миксин остается спорным

Предполагается, что обладавшие челюстями позвоночные возникли от какой-то группы щитковых. Но опять-таки никаких промежуточных форм не обнаружено, и неизвестно, как протекала их эволюция. Мы не знаем даже, один или несколько раз возникали челюсти в процессе эволюции. Первые находки рыб в палеонтологической летописи явно относятся к двум разным группам, так что изобразить или описать их возможного общего предка очень трудно. Тем не менее число сходных признаков определенно указывает на существование такого общего предка.

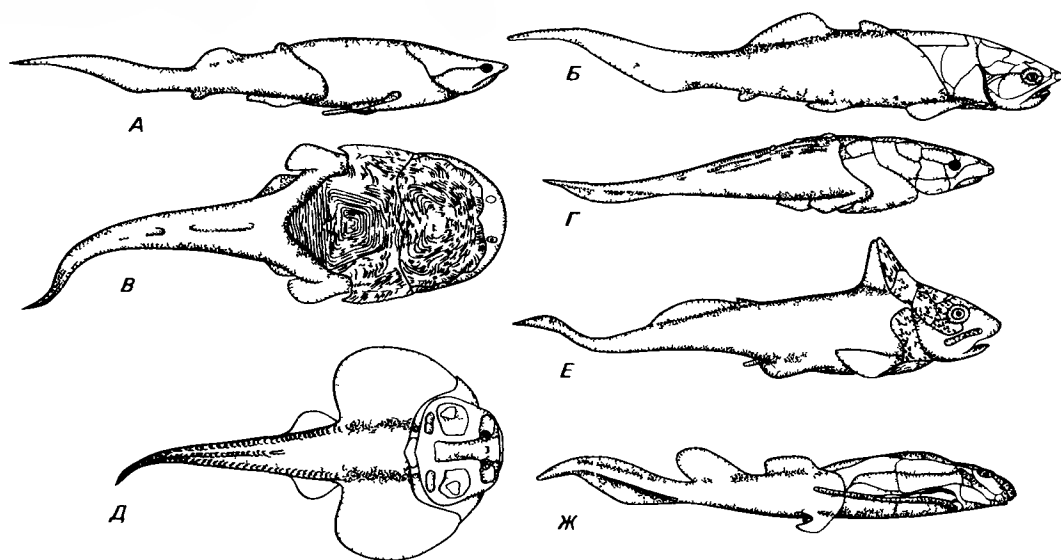
## ELASMOBRANCHIOMORPHI

*PLACODERMI (ПАНЦИРНЫЕ РЫБЫ).* Щитковые достигли расцвета в силуре. К концу этого периода появились несколько более продвинутые позвоночные — некоторые формы рыб, занявшие очень большое место в фауне следующего девонского периода, но вымершие задолго до окончания палеозойской эры. Это были причудливые формы, совершенно непохожие ни на каких современных рыб.

Этих рыб в течение долгого времени (а нередко и до сих пор) объединяли в отдельный класс *Placodermi* и считали их предками всех вышестоящих позвоночных. Однако, как показали более поздние работы, одна группа, которую сначала относили к этому «классу», вероятно, принадлежит к костным рыбам, рассматриваемым ниже, а большинство панцирных рыб, по-видимому, ближе к акулам и их родичам, так что мы можем объединить их в один класс *Elasmobranchiomorphi*. При этом группа *Placodermi* низводится до ранга подкласса в классе *Elasmobranchiomorphi*.

У всех *Placodermi* были челюсти — важный шаг вперед по сравнению с *Ostracodermi*, открывший рыбам новые направления развития и давший им возможность стать более активными животными и достигнуть более широкого распространения. *Placodermi* и всех более высокоорганизованных позвоночных нередко объединяют под названием *Gnathostomata* (челюстноротых), противопоставляя их тем самым *Agnatha* (бесчелюстным). Вначале строение челюстей *Placodermi* считалось примитивным или отклоняющимся, поскольку они не поддерживались следующей (кзади) висцеральной дугой (подъязычной, или гиоидной; см. рис. 165). В настоящее время подобная точка зрения вызывает сомнения у большинства исследователей. К сожалению, гиоидная и все другие висцеральные дуги были, вероятно, хрящевыми — во всяком случае они не найдены среди ископаемых остатков, — а поэтому утверждать мы ничего не можем. Развитие парных плавников также связано с новыми возможностями, открывавшимися для рыб, но эти структуры были весьма разнообразны и часто имели необычную (с современной точки зрения) форму, как если бы природа все еще «экспериментировала» с ними. Некоторые из этих первых панцирных рыб обитали в пресных водах, но в девоне большинство составляли морские формы.

Наиболее хорошо известные панцирные рыбы принадлежали к отряду *Arthrodira* (рис. 22, *A* и *B*). Голова и жаберная область были покрыты у них большим костным щитом, а большая часть тела была заключена в кольцо брони. Эти две части панциря у большинства форм соединялись парой подвижных сочленений (откуда и происходит их название — суставношейные). Осо-



Различные панцирные рыбы (Placodermi) А *Arctolepis* (Arthrodira) Б *Coccosteus* (Arthrodira) В *Phyllolepis* (Phyllolepidi) Г *Lunaspis* (Petalichthyida) Д *Gemuendina* (Rhenanida) Е *Rhamphodopsis* (Ptyctodontida) Ж *Bothriolepis* (Antiarchi) В и Д — вид сверху, все остальные — вид сбоку (По Stensio)

бывшие костные пластинки выполняли функции челюстей и зубов. Задняя часть тела у типичных артродир была совершенно голая, но у самых примитивных форм ее покрывали костные чешуи. У некоторых форм имелись настоящие парные плавники, хотя у наиболее примитивных артродир обнаружена всего лишь пара крупных полых неподвижных шипов, выступающих наружу в плечевой области — своего рода якоря или балансиры.

Артродиры были по большей части активными хищниками, охотившимися за разнообразной рыбой в девонских озерах и морях. Один из них, *Dunkleosteus*, найденный в черных сланцах на севере Огайо, был самым крупным видом для своего времени — это была рыба, похожая по форме на *Coccosteus* (рис. 22, Б), но достигавшая в длину 9 м. Однако некоторые другие артродиры превратились в уплощенные придонные формы с редуцированным панцирем и слабыми челюстями.

Все остальные Placodermi более или менее сходны с артродирами. Для представителей отрядов Phyllolepidi (рис. 22, В), Petalichthyida (рис. 22, Г) и Rhenanida (рис. 22, Д), хотя и не для всех, характерны такие общие признаки, как панцирь, расчлененный на несколько частей, покрывающих голову, нижнюю челюсть и переднюю часть туловища, наличие какого-либо шипа перед грудными плавниками, тенденции к донному образу жизни, уплощению тела и редукции панциря. Эту смешанную (и мало понятную группу) можно представить себе как первые попытки природы создать рыбу, сравнимую с современными скатами. К отряду Ptyctodontida (рис. 22, Е) принадлежат формы, специализировавшиеся в раскалывании раковин моллюсков; они сравнимы и во многом сходны с цельноголовыми, которые рассматриваются ниже. Интересно отметить, что по крайней мере у одного из птиктодонтов брюшные плавники самцов были снабжены особыми придатками; такие органы используются при спаривании

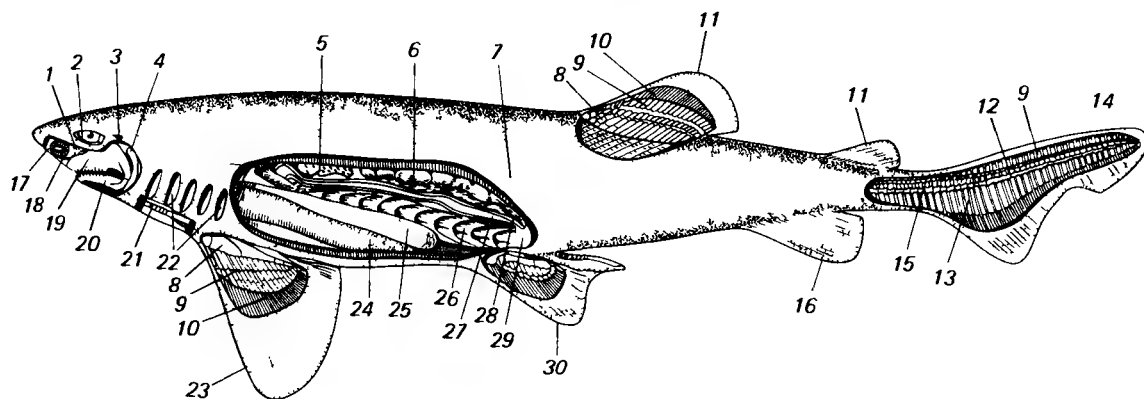
и известны еще только у хрящевых рыб (Chondrichthyes). Их наличие у птиктодонтов — один из признаков, связывающих панцирных рыб с хрящевыми

Последний отряд панцирных — *Antiarchi* (рис. 22, Ж) — причудливые мелкие животные, панцирь которых был сходен с панцирем артродир. Однако у них была маленькая голова, миниатюрные откусывающие костные челюсти, переднюю часть тела покрывал обширный панцирь, а передними конечностями служила пара членистых «плавников», выступающих из тела наподобие костных крыльев. Тяжелый панцирь, плоская вентральная поверхность и расположенные на спинной стороне глаза показывают, что антиархи жили на дне и, вероятно, были относительно малоподвижны.

Большинство Placodermi, очевидно, оставались несколько в стороне от главных направлений эволюции позвоночных, и лишь немногих (если таковые вообще имеются) среди известных нам форм можно рассматривать как действительных предков более поздних позвоночных. В целом эта группа, по-видимому, отражает одну из первых попыток природы создать челюстноротых позвоночных. Большая часть этих «экспериментальных моделей» оказалась в конечном итоге неудачной; весьма вероятно, однако, что некоторые Placodermi, утратив свой панцирь, дали начало акулам и химерам — второму подклассу Elasmobranchiomorphi.

**CHONDRICHTHYES (ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ)** Современные акулы — типичные представители крупной группы ныне живущих морских рыб, объединяемых в подкласс Chondrichthyes (нередко его рассматривают как класс). Название **хрящевые рыбы** они получили потому, что буквально ни у одного из представителей этой группы костной ткани не обнаружено (возможно наличие некоторого количества костной ткани у основания мелких чешуй или зубчиков). Не исключено, что отсутствие кости у акул — результат редукции; зубовидные образования в коже акул и шипы, иногда имеющиеся в их плавниках, это, по-видимому, последние остатки панциря, покрывавшего когда-то тело их далеких предков. Главную группу хрящевых рыб составляет инфракласс Elasmobranchii (пластиножаберные, рис. 23), к которым принадлежат акулы, скаты и некоторые их вымершие родичи. У хрящевых рыб имеются хорошо развитые челюсти, однако ввиду отсутствия костей череп у них не вполне сформирован и верхняя челюсть подвижно соединена с черепной коробкой. Жабры окаймляют щелевидные проходы (обычно их бывает пять пар), каждый из которых открывается наружу отдельным отверстием; кроме того, впереди обычно имеется еще одно маленькое дополнительное отверстие — брызгальце. Многочисленные зубы быстро сменяются, и процесс этот происходит постоянно. Своеобразные черты, имеющиеся у круглоротых, и любопытные структурные «эксперименты», обнаруженные у артродир, у хрящевых рыб отсутствуют. Ноздри парные и расположены под кончиком морды.

Акулы и их родичи продуцируют крупные яйца, содержащие довольно много желтка, — признак, который, по-видимому, нельзя считать примитивным. У многих представителей группы яйца перед откладкой покрываются оболочкой из рогоподобного вещества, поэтому они должны быть оплодотворены до того, как высвободятся из тела самки; в связи с этим оплодотворение у пластиножаберных внутреннее: с помощью специальных выростов брюшных плавников — птеригоподиев — самец вводит сперму в клоаку самки. Благодаря внутреннему оплодотворению яйца могут развиваться в теле матери. У некоторых акул и скатов



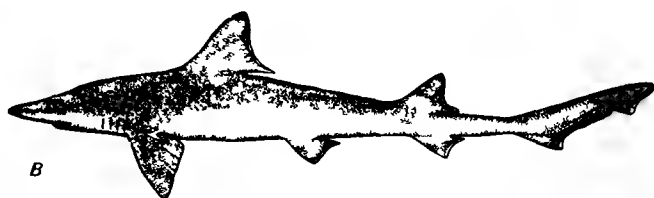
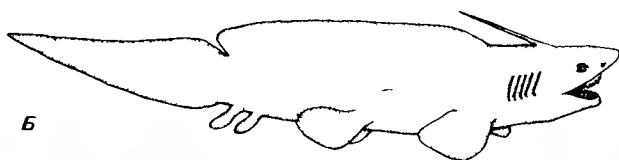
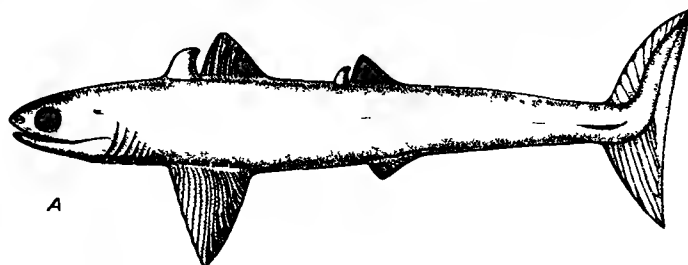
1. 2. Схема строения самки акулы 1 — хрящевой череп, 2 — мигательная перепонка, 3 — брызгальце, 4 — гиомандибулярный хрящ, 5 — яичник, 6 — почка, 7 — боковая линия, 8 — базальные хрящи плавника, 9 — радиальные хрящи плавника 10 — эластотрихии, 11 — спинные плавники, 12 — хорда, 13 — верхние и нижние дуги дистальных хвостовых позвонков — основа хвостового плавника, 14 — хвостовой плавник, 15 — тело позвонка, 16 — анальный плавник, 17 и 18 — переднее и заднее отверстия обонятельного мешка, 19 — небноквадратный хрящ, 20 — меккелев хрящ, 21 — артериальный конус, 22 — жаберные щели, 23 — грудной плавник, 24 — печень, 25 — желудок, 26 — кишка со спиральным клапаном, 27 — яйцевод, 28 — мочеточник, 29 — клоака, 30 — брюшной плавник

оплодотворенные яйца остаются в половых путях самки, так что на свет появляются уже мальки (в процессе эволюции живорождение возникло также у рептилий и почти у всех млекопитающих).

Пластинжаберные впервые появились во второй половине девона. Существовавшая в это время *Cladoselachus*, вероятно, близка к предковой линии акулосемихвостовых рыб, появившихся позднее. Это представитель отряда *Cladoselachii* — группы, характеризующейся широкими основаниями парных плавников и отсутствием птеригоподиев на брюшных плавниках. Эти два признака считаются примитивными, однако в обоих случаях такое мнение не бесспорно. *Pleuracanthodii* (рис. 24, Б) — отклоняющаяся ветвь кладоселахий — небольшая группа пресноводных форм из палеозоя (и раннего мезозоя), отличавшихся от типичных акулосемихвостовых по ряду признаков: необычный симметричный хвостовой плавник, мясистые парные плавники, двойной анальный плавник.

В позднем палеозое в морях обитали разнообразные акулы, а среди акул из верхнего мезозоя были формы, сходные с современными акулами (рис. 23 и 24, В). Всех их можно поместить в один обширный отряд *Selachii*, или акулы. Это почти исключительно хищные и морские формы. Если не считать отсутствия костей, акулы в общем выглядят как «настоящие», хотя и довольно примитивные рыбы. У них имеются хорошо развитые парные плавники и мощный хвостовой плавник, в верхнюю лопасть которого заходит загибающийся вверх конец тела.

Первые скаты — представители отряда *Batoidea* (рис. 24, Г) — также появляются в мезозое. Эти формы произошли от акул. Они перешли на питание моллюсками и приспособились к донному образу жизни, с которым коррелирует уплощенная форма их тела. У типичных скатов хвост и брюшные плавники сильно редуцированы, а грудные, напротив, очень разрослись и прости-

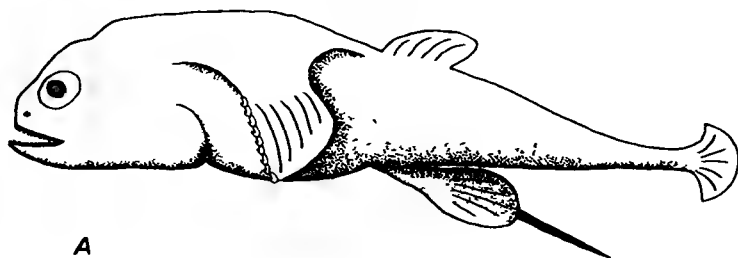


† Пластиножаберные рыбы, принадлежащие к классу Elasmobranchiomorphi, у которых скелеты хрящевые, а верхняя челюсть не слита с черепной коробкой. А *Cladoselachus* — примитивный представитель Cladoselachii. Б *Xenacanthus* — один из Pleuracanthodii. В *Mustelus* — типичная акула из отряда Selachii. Г *Dasybatis* — одна из уплощенных форм из отряда Batoidea с сильно разросшимися грудными плавниками и длинным бичевидным хвостом (А — по Dean, Harris, Б — по Spinar, Bugan, В и Г — по Garman).

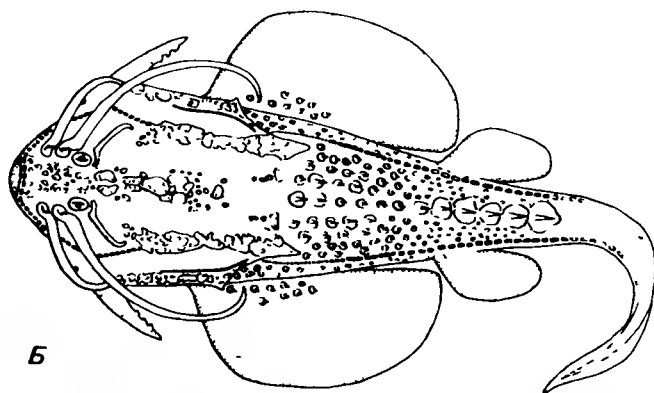
раются вперед над жаберными отверстиями, иногда соединяясь впереди головы. Плавают скаты при помощи волнообразного (ундуляционного) движения этих широких плавников. В состоянии покоя ротовое отверстие может быть зарыто в ил или песок на морском дне, поэтому брызгальце, расположенное позади глаз (у акул оно невелико или вообще отсутствует), представляет собой большое отверстие, через которое вода поступает в глотку.

В самостоятельную группу — инфракласс **Bradyodonti** — выделяют хрящевых рыб, характеризующихся медленной сменой зубов (отсюда их название) и кожистым клапаном, прикрывающим отдельные жаберные щели. Подобный клапан, или жаберная крышка, имеется также у панцирных и костных рыб. Большинство представителей Bradyodonti вымерло; до наших дней сохранились только химеры (рис. 25 и 26) — относительно редкие морские формы. Они, подобно скатам, питаются моллюсками, но тело у них не уплощено. Химеры обладают рядом своеобразных признаков, к числу которых относятся развитие широких зубных пластинок и прочное слияние верхней челюсти с черепной коробкой (в отличие от пластиножаберных). Ныне живущие формы не отличаются разнообразием, однако вымершие химеры, известные главным образом из палеозоя и нижнего мезозоя, разнообразны и, как и следовало ожидать в случае вымерших форм, имевших хрящевой скелет, изучены настолько слабо, что используемую здесь систему классификации следует считать предварительной.

В настоящее время различают примерно десяток отрядов, однако мы не



A



Б



B

Представители Bradyodonti. A. Вымершая параселахия *Iniopteryx* Б. Причудливое вымершее цельноголовое *Menaspis*. B. Ныне живущая химера *Chimaera*. (A — по рисункам Zangerl Case; Б — по Bendix-Almgreen; B — по Dean.)

будем рассматривать каждый из них; эти отряды удобно разбить на два надотряда. К одному из них **Holocephali** (цельноголовые) относятся формы, у которых, как и у ныне живущих форм (отряд **Chimaeriformes**, рис. 25, B), верхняя челюсть слита с черепной коробкой, а зубы образуют ряд широких зубных пластинок; среди представителей вымерших отрядов имелись разнообразные и довольно причудливые формы (рис. 25, Б). Другой надотряд **Paraselachii** (рис. 25. A) известен, и притом плохо, только по ископаемым формам. Они отличаются от цельноголовых наличием многочисленных зубов (как у акул), а верхняя челюсть может быть либо слита с черепной коробкой (как у цельноголовых), либо соединена с ней подвижно (как у пластиножаберных).

Некоторые исследователи пытались выводить Bradyodonti непосредственно от панцирных, в частности от Ptyctodontida, однако их точка зрения не нашла широкого признания. Мы полагаем, что предок Bradyodonti, как и предки других Chondrichthyes, относился к панцирным рыбам, но что их происхождение нельзя считать независимым от предковой линии пластиножаберных. Иначе



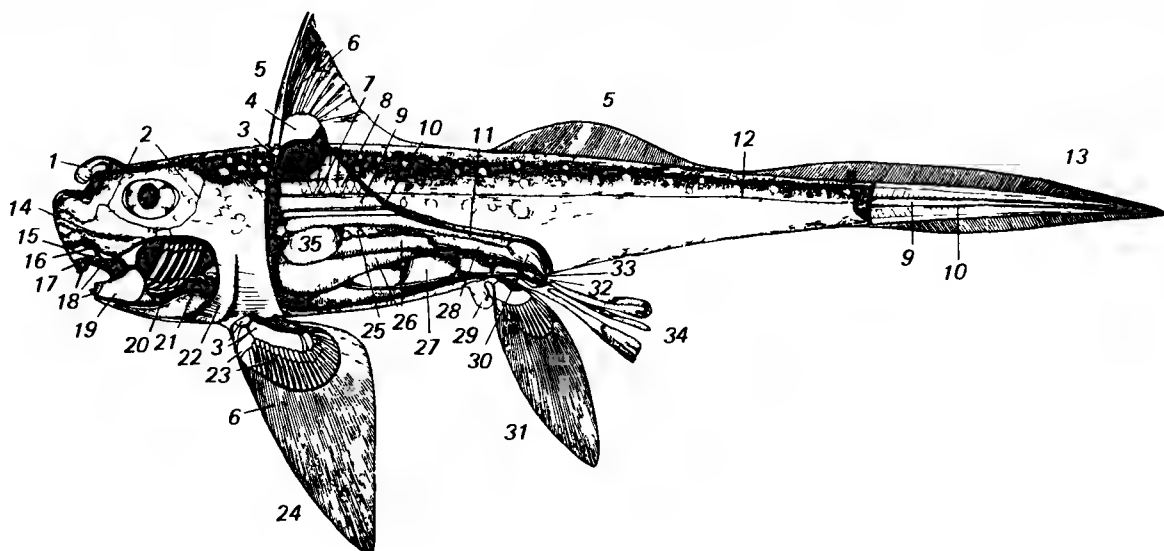


Рис. 26. Схема строения самца химеры. 1 — лобный вырост, характерный для самца; 2 — каналы боковой линии (слизевые каналы) головы; 3 — базальный элемент плавника; 4 — слившиеся радиальные элементы переднего спинного плавника, 5 — спинные плавники; 6 — эластотрихии; 7 — верхняя дуга позвонка; 8 — вставочная пластинка; 9 — хорда; 10 — оболочка хорды; 11 — почка; 12 — желобок боковой линии; 13 — хвостовой плавник; 14 — мелкие дермальные пластинки канала боковой линии; 15 и 17 — бороздки, ведущие в носовую полость и выводящие из нее, прикрытые кожной складкой; 16 — обонятельный мешок; 18 — зубные пластинки; 19 — нижнечелюстной хрящ; 20 — жаберные дуги; 21 — артериальный конус; 22 — жаберная крышка; 23 — радиальные элементы грудного плавника; 24 — грудной плавник; 25 — эпидидимис; 26 — печень; 27 — кишка со спиральным клапаном; 28 — семенной мешок; 29 — передний добавочный копулятивный орган; 30 — семенной пузырек; 31 — брюшной плавник; 32 — анальное отверстие; 33 — мочеполовое отверстие; 34 — птеригоподий; 35 — семенник.

говоря, мы рассматриваем Chondrichthyes как естественную группу; если будет доказана справедливость альтернативной теории, то группы Elasmobranchii и Bradyodonti придется возвести в ранг подклассов.

### КОСТНЫЕ РЫБЫ

К классу Osteichthyes принадлежит огромное большинство рыб. Как указывает само название, все входящие в него формы сохранили костный скелет и усовершенствовали его. Для большинства костных рыб характерно единое, хотя и с некоторыми вариациями, строение черепа, челюстей, жаберного аппарата и костных чешуй, покрывающих тело. Прежде считали, что эти рыбы происходят от акулообразных форм и что костный скелет приобретен ими позднее. Однако в настоящее время представляется более вероятным, что костный скелет просто унаследован ими с некоторыми модификациями от предковых позвоночных.

В этом разделе мы дадим общий очерк эволюции обширной группы рыб, появившихся в девоне и принадлежащих по общему мнению к классу Osteichthyes. Но сначала нам следует остановиться на интересной, хотя и загадочной маленькой группе очень древних форм — Acanthodii (рис. 27). Это были рыбы, появившиеся даже раньше, чем Placodermi, потому что, хотя акантодии, которые

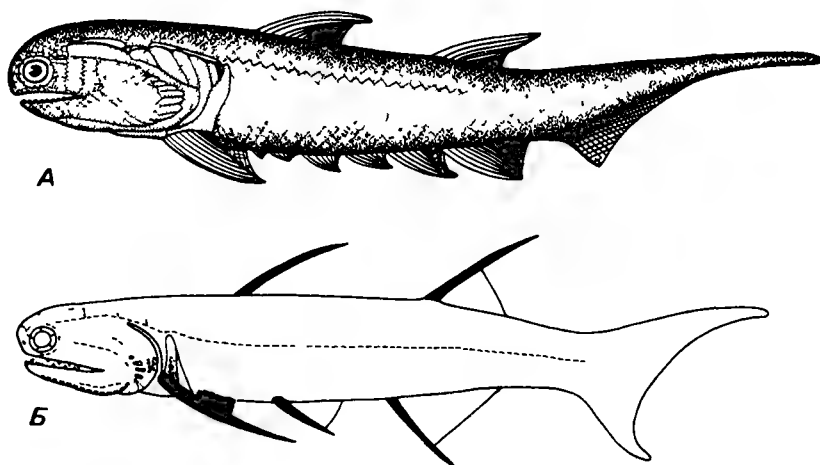


Рис. 2 Акантодии — примитивные рыбы, вероятно родственные современным Osteichthyes. А. *Climacodus* — форма с тяжелой чешуей и очень мощными плавниковыми шипами. Б — *Ischnacanthus* — панцирь сильно редуцирован, а шипы тонкие (А — по данным Watson; Б — по Moy-Thomas, Miles.)

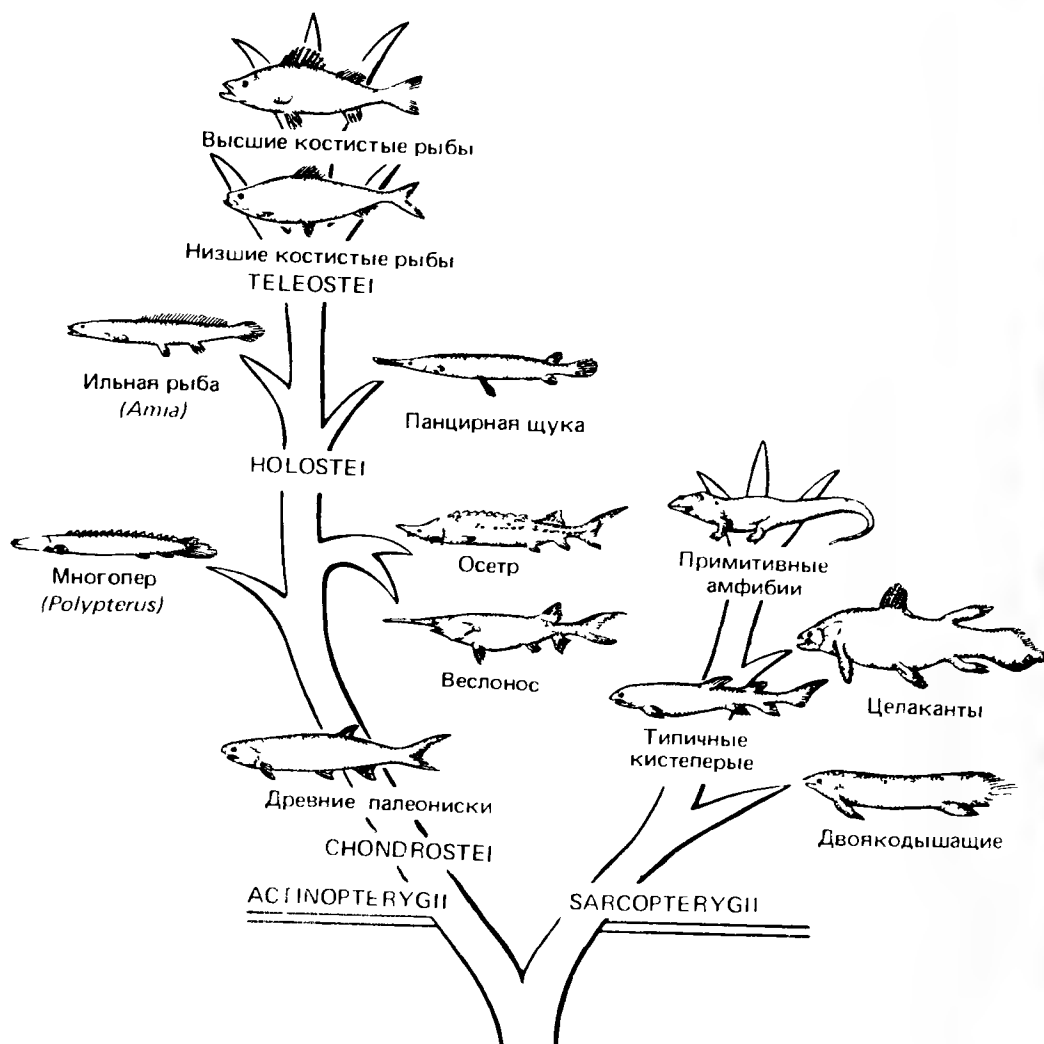
дожили до перми, наиболее обильно представлены в нижнедевонских речных отложениях, фрагментарные их остатки встречаются гораздо раньше, в силуре. Большинство акантодид по размерам были близки к мелким карповым. Их тело, так же как у щитковых и панцирных рыб, было покрыто костными пластинками и чешуей; окостеневшими были и многие части внутреннего скелета. Хвост был загнут вверх, как у акул. Парные плавники отличались чрезвычайным своеобразием: каждый плавник поддерживался очень толстым шипом и помимо обычных грудных и брюшных плавников у акантодид могло быть до пяти пар дополнительных парных плавников. Акантодид нередко называют «шиповатыми акулами», однако, если не считать хвостового плавника, в их строении мало общего с акулами (хотя один автор недавно заявил, что акантодиды — это на самом деле акулы). Не похожи они и на настоящих панцирных, хотя когда-то их относили к этой группе. Проведенные за последнее время детальные исследования выявили у акантодид признаки, особенно в строении черепа и висцерального скелета, указывающие на их родство с костными рыбами. Однако, судя по их своеобразным парным плавникам, известных нам акантодид нельзя считать прямыми предками настоящих костных рыб. Поэтому мы с некоторыми оговорками рассматриваем их как один из подклассов Osteichthyes.

Вопрос о том, какими были истинные предковые челюстноротые, от которых произошли Placodermi, Chondrichthyes, Acanthodii и другие Osteichthyes, остается открытым. Возможно, эти предковые формы появились в силуре или даже раньше, причем весьма вероятно, в пресных водах; однако ископаемые остатки, сохранившиеся от этих древних времен, обнаружены почти исключительно в морских отложениях. Самый большой разрыв в палеонтологической летописи позвоночных — это почти полное отсутствие сведений о предполагаемых, хотя, быть может, и несуществующих, общих предках различных групп челюстноротых.

Если не касаться загадочных «шиповатых акул», первые настоящие Osteichthyes найдены в нижнедевонских отложениях: этот класс, таким образом, не-

сколько старше, чем акулы. К середине девона костные рыбы уже доминировали в пресных водоемах, где они сохраняли разнообразие и были обильны в последующие палеозойские периоды. Остатки костных рыб содержатся также в морских отложениях палеозоя, а к концу триаса главным их местообитанием стало, по-видимому, море. Вероятно, у всех примитивных костных рыб имелись легкие, хотя в настоящее время они, как правило, утрачены или превращены в гидростатический орган — плавательный пузырь. Давно считалось, что легкие помогают рыбам выжить в засушливое время года; по мнению многих геологов, такие условия возникали в девонских пресноводных водоемах, в которых жили предковые Osteichthyes. Высказывались также различные другие точки зрения, и в настоящее время многие исследователи полагают, что легкие возникли у форм, обитающих в эстуариях или в других местах, близких к морскому побережью. Позднее с изменением климата и в особенности с переселением большинства выживших костных рыб в море легкие утратили свое значение.

В настоящее время филогения костных рыб служит предметом многочисленных споров; на рис. 28 представлена одна из возможных схем, которую



Упрощенное родословное древо костных рыб (без акантодией); показаны их родственные связи между собой и с амфибиями.

однако, примут не все исследователи. С самого начала своей истории Osteichthyes (отвлекаясь от проблематичных акантодий) уже подразделялись на две главные группы — подклассы **Sarcopterygii** и **Actinopterygii**.

**SARCOPTERYGII (МЯСИСТОЛОПАСТНЫЕ)** С точки зрения происхождения наземных позвоночных подкласс **Sarcopterygii** имеет более важное значение, чем другой подкласс, потому что в него входит отряд **Crossopterygii**, от которого, по-видимому, произошли наземные позвоночные, и отряд **Dipnoi** (двоякодышащие) — дожившие до наших дней родичи рыб, бывших нашими предками. У некоторых саркоптеригий, в отличие от членов другого подкласса, имеются внутренние ноздри, или хоаны, как у всех наземных позвоночных (вследствие этого их иногда называют **Choanichthyes**). Кроме того, они резко отличаются от актиноптеригий наличием парных плавников с мясистыми лопастями (отсюда их название), а также чешуей, которая у ранних форм была совсем иной, нежели у актиноптеригий (космоидная чешуя, см. т. 1, с. 199).

**CROSSOPTERYGII (КИСТЕПЕРЫЕ)** В девоне наиболее обычными костными рыбами были кистеперые (рис. 29, А) — агрессивные хищные рыбы, обладающие рядом важных структурных признаков, которых следовало ожидать у предков амфибий. В карбоне, однако, они встречаются относительно редко, а типичные кистеперые — представители подотряда рипидистий (**Rhipidistia**) — вымерли до окончания палеозоя.

Между тем в позднепалеозойских и мезозойских морях появилась своеобразная группа — подотряд **Coelacanthini** (рис. 29, Б). Морды у них были как бы обрублены, а челюсти и зубы развиты слабо. Последние ископаемые целаканты обнаружены в меловых отложениях, и долгое время считалось, что наши кистеперые родичи вымерли еще во времена динозавров. Но в 1939 г. на удивление всем ученым у берегов Южной Африки была поймана рыба, оказавшаяся целакантом! Этот единичный экземпляр, названный *Latimeria*, к сожалению, сохранился не полностью. Позднее в Индийском океане у Коморских островов на большой глубине было добыто много других экземпляров латимерии, и ее строение интенсивно изучается французскими учеными.

Знать строение латимерии очень важно, так как из всех ныне живущих рыб это самый ближайший родич четвероногих. Но хотя четвероногие произошли от кистеперых, а *Latimeria* принадлежит к кистеперым, не следует ожидать близкого сходства между этой дожившей до наших дней формой и четвероногими. Даже самые древние среди известных ископаемых целакантов уже отличались по различным признакам скелета от типичных представителей отряда кистеперых, и переселение из рек и озер или прибрежных вод, где жили их предки, в глубины океана сопровождалось многими изменениями строения и функций. У целакантов нет внутренних ноздрей, зато у них на морде имеется ряд наполненных желеобразным веществом борозд, которые, очевидно, служат органом чувств неизвестного назначения (возможно, электрорецептором?). Обонятельные мешки совершенно не такие, как у большинства других рыб, по непонятным причинам они похожи на обонятельные мешки *Polypterus*, о котором речь пойдет ниже. Легкие, которые не нужны в глубоких морских водах, превращены в большой мешок, наполненный жиром и соединительной тканью. В скелете преобладает хрящ, а кость сильно редуцирована. Сердце имеет простое строение: его отделы расположены почти по одной линии и слабо развит изгиб, характерный для большинства позвоночных. Черепная коробка

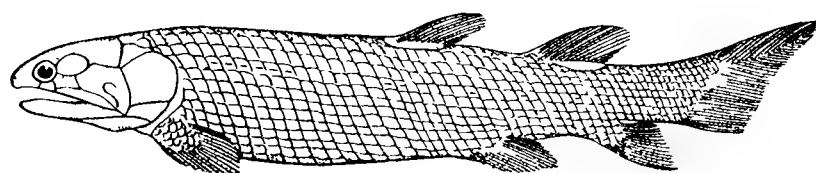
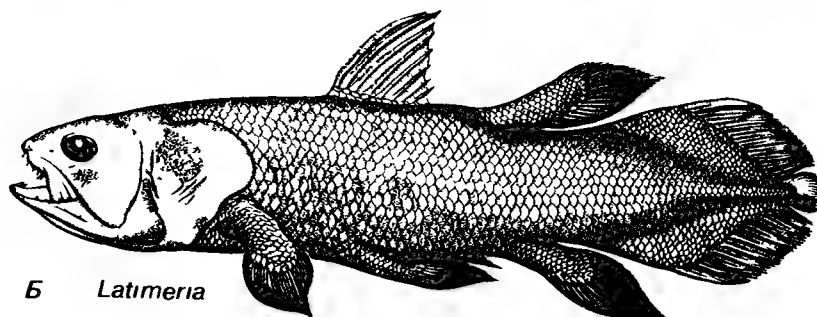
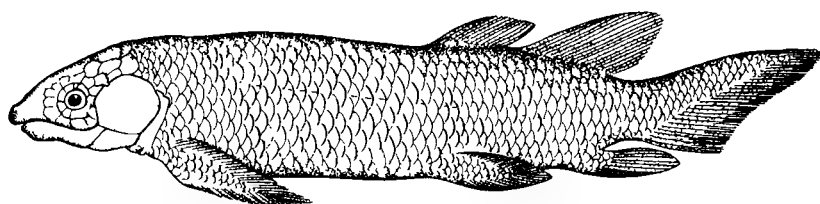
А *Osteolepis*Б *Latimeria*

Рис. 30. Кистеперые. А. Типичная девонская форма. Б. Единственный ныне живущий целакант. (А — по Traquair; Б — по Millot.)

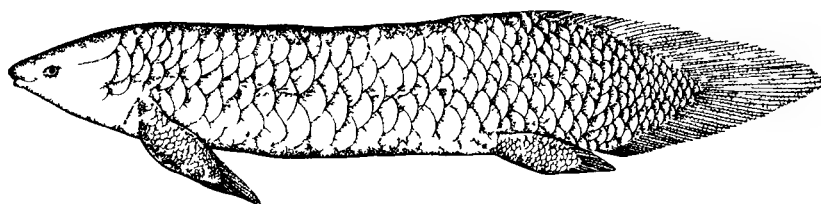
обширная, но головной мозг небольшой. Пинеальное отверстие отсутствует. Жаберные перегородки развиты сильнее, чем у типичных костных рыб. В кишечнике сохранился спиральный клапан. Чрезмерная концентрация солей в организме в результате осмотического отсасывания воды гипертоничной внешней средой предотвращается, так же как и у акул, накоплением в крови мочевины (см. гл. 13). У самцов имеется клоака. Относительно эмбрионального развития данных мало. Яйца крупные, почти 10 см в диаметре, и развиваются в яйцевом матери. Мальки достигают более 30 см длины, но, по-видимому, лишены плаценты, связанной с яйцеводом; таким образом, можно предполагать, что латимерии свойственно яйцеживорождение. У целакантов, так же как у рипидистий, имеется поперечное сочленение, проходящее в середине черепа как через дермальную крышу, так и через мозговую коробку, — признак, обнаруженный, кроме них, только у самых ранних амфибий.

Как это характерно для вымерших или в значительной степени вымерших групп, классификация кистеперых вызывает большие разногласия. Некоторые исследователи не считают рипидистий естественной группой и отделяют их от целакантов, тогда как другие вообще отрицают близкое родство между этими двумя группами; как обычно, мы придерживаемся консервативной точки зрения.

**ДВОЯКОДЫШАЩИЕ** Dipnoi, или двоякодышащие рыбы (рис. 30 и 31), представлены в настоящее время тремя группами, обитающими порознь в тропических областях Австралии, Африки и Южной Америки. По ряду морфологических признаков и по способу развития двоякодышащие близки к амфибиям, и одно время многие считали их подлинными предками амфибий; сейчас такая точка зрения вновь становится довольно популярной. Однако большинство исследователей полагают, что эти признаки имелись также у родичей двоякодышащих — у предковых кистеперых — и что двоякодышащих следует рассматривать не как прямых предков наземных позвоночных, а как их «дядьев». Строение черепа двоякодышащих — и живых, и ископаемых — очень своеобразно и со-



А *Dipterus*



Б *Neoceratodus*

Двоякодышащие А Древняя ископаемая форма из девона. Б. Австралийский *Neoceratodus*. Непарные плавники сильно изменились на протяжении истории этой группы (А — по Traquair; Б — по Dean.)

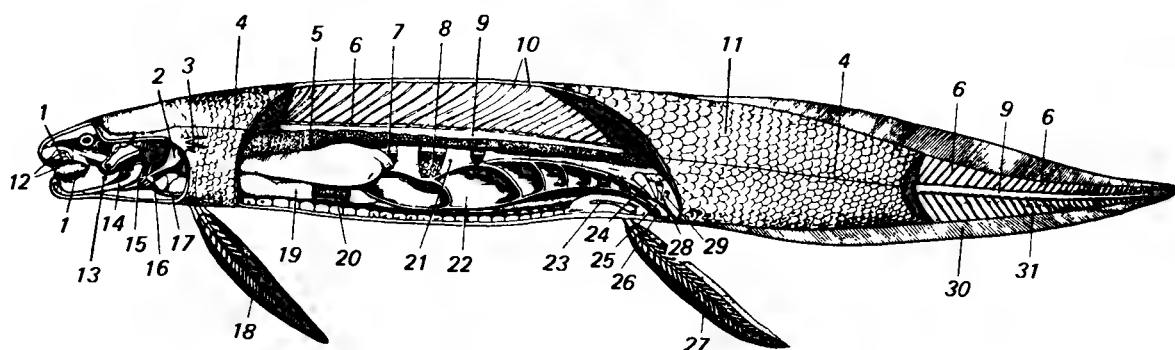


Схема строения двоякодышащей рыбы. 1 — зубные пластинки; 2 — жаберная крышка; 3 — наружные жабры (обычно имеются только у мальков), 4 — боковая линия; 5 — легкое; 6 — верхняя дуга позвонка; 7 — почка; 8 — яичник; 9 — хорда; 10 — миомерты; 11 — чешуя; 12 — наружное и внутреннее отверстия ноздри; 13 — нижняя челюсть; 14 — цератогнале; 15 — жаберные дуги; 16 — артериальный конус; 17 — околосердечная сумка; 18 — грудной плавник; 19 — печень; 20 — желчный пузырь; 21 — дорсальная брыжейка; 22 — спиральный клапан; 23 — тазовый пояс; 24 — ректальная железа; 25 — клоака; 26 — брюшная пора; 27 — брюшной плавник; 28 — половой проток; 29 — мочеточник; 30 — хвостовой плавник; 31 — гемальная дуга. (Из Dean)

вершенно несходно с тем, чего следовало бы ожидать у предка амфибий: имеющееся у кистеперых поперечное сочленение у двоякодышащих совершенно отсутствует. На протяжении эволюции двоякодышащих окостенение скелета в целом у них значительно сократилось. Вследствие питания беспозвоночными и растительным материалом почти все двоякодышащие имеют зубные пластинки специализированной веерообразной формы. Интересно, что двоякодышащие сохранились только в тех районах, где в настоящее время наблюдаются сезонные засухи, подобные тем, которые, как полагают, имели место в девоне. Австралийская форма может пережить засушливый период в стоячей воде и дышать в это время воздухом; две другие формы выдерживают даже

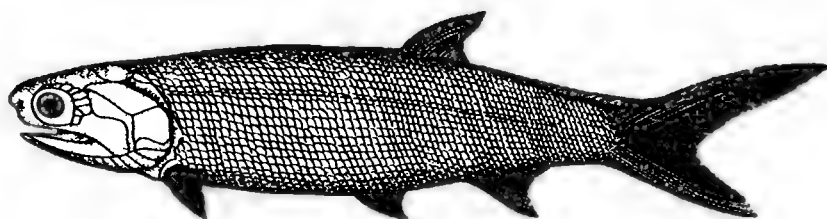
полное пересыхание водоемов: они роют норы в иле и как бы впадают в спячку до наступления следующего сезона дождей. Африканские двоякодышащие настолько нуждаются в воздухе, что гибнут, если их держать под водой. Однако, хотя почти все вымершие двоякодышащие обитали, как и современные формы, в пресных водах, теперь есть основания считать, что самые ранние и наиболее примитивные формы были морскими, а такая возможность заставляет сильно усомниться в правильности отдельных общепринятых представлений, излагаемых в этой и в других книгах.

Как кистеперые, так и двоякодышащие относятся к мясистолопастным; для тех и для других характерны мясистые плавники и космоидная чешуя. Однако, как было отмечено выше, между ними имеется немало различий, и промежуточные формы неизвестны. Различия между этими двумя группами достаточно велики, так что многие ученые отрицали их тесное родство и рассматривали их как разные подклассы (или даже классы).

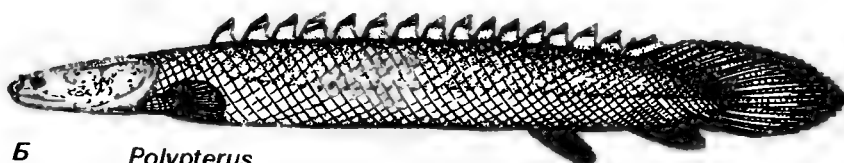
**ACTINOPTERYGII.** Мясистолопастные вызывают большой интерес как предковые формы высших позвоночных, однако в смысле эволюционного успеха гораздо большего достигли лучеперые, или Actinopterygii. Начиная с карбона, они доминировали над всеми рыбами. В отличие от многих мясистолопастных внутренние ноздри у них отсутствуют, а чешуя с самого начала была совершенно иного типа; мясистые лопасти плавников были хорошо развиты лишь у нескольких примитивных форм. В соответствии с названием этой группы, парные плавники представлены преимущественно кожной лопастью, которая поддерживается роговыми лучами. У примитивных форм (но не у большинства современных или вымерших) череп был разделен поперечным сочленением, как у кистеперых, хотя это сочленение было сдвинуто дальше назад и, вероятно, никогда не было подвижным.

Лучеперых издавна делят на три группы (здесь мы их рассматриваем как надотряды): **Chondrostei** (костнохрящевые), **Holostei** (костные ганоиды) и **Teleostei** (костистые), в порядке усложнения организации. В свете современных знаний об эволюции лучеперых рыб эти названия нельзя считать особенно подходящими, но их можно сохранить для удобства. Все три группы теперь представляются искусственными; это скорее «грады» или «уровни организации», но не «клады» (ветви филогенетического дерева). В просторечии их можно было бы назвать примитивными, промежуточными и продвинутыми формами.

**CHONDROSTEI** В палеозое лучеперые рыбы были представлены многочисленными родами Chondrostei, известными под названием **палеонисков** (рис. 32, А). Это были в общем небольшие рыбы с хвостами, похожими на акулы (гетероцеркального типа; см. рис. 136); их чешуя была покрыта блестящим веществом — ганоином (т. 1, с. 200); палеонисков иногда называют «ганоидами», однако этого следует избегать, потому что данное название применяли без разбора ко всем рыбам с блестящей чешуей. В самый ранний девонский период истории костных рыб кистеперые и двоякодышащие превосходили по численности примитивных лучеперых, но в позднем палеозое лучеперые стали гораздо многочисленнее своих прежних соперников, заполнив древние озера, реки и моря; при этом они отличались большим разнообразием: от тонких и длинных, напоминающих угрей форм до высокотелых, сжатых с боков форм, похожих на современных морских лещей (*Brama*). В триасе эти древние лучеперые все еще встречались в больших количествах, но были представлены главным



А *Palaeoniscus*

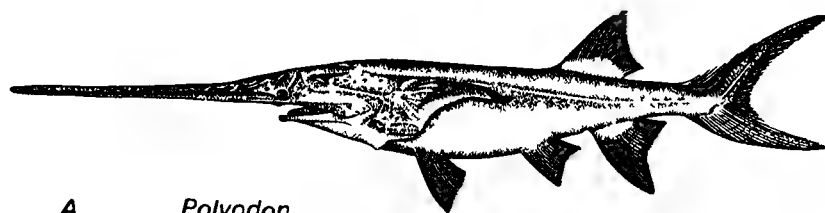


Б *Polypterus*

Рис. 32. Прimitивные лучеперые рыбы. А. Древний палеониск. Б. Ныне живущий представитель древних палеонисков с модифицированным строением плавников (А — по Traquair; Б — по Deap.)

образом более продвинутыми формами, переходными к Holostei. Затем палеониски быстро пошли на убыль и вымерли еще до конца мезозоя.

Костнохрящевые (Chondrostei) в настоящее время представлены тремя aberrантными группами. Две из них, веслоносы и типичные осетровые (обе представлены в Северной Америке), довольно «дегенеративны» (рис. 33). Они утратили ганоидные чешуи своих предков. У веслоносов чешуя еще сохраняется на хвосте, но на остальных частях тела кожа голая; у остальных осетровых тело частично покрыто панцирем в виде нескольких рядов простых костных пластинок (жучек). Внутренний скелет, который у ранних Chondrostei сильно окостеневал, изменен подобно скелету акул; он состоит главным образом из хряща, а костных элементов в нем сохранилось немного. Осетровые



А *Polyodon*



Б *Scaphyrhynchus*

Костнохрящевые (осетровые). А. Веслонос, обитающий в реках бассейна Миссисипи. Б. Американский лопатонос. (По Goode.)



отличаются также по способу питания. Как у лопатоносов, так и у остальных челюсти слабые; впереди челюстей имеется сильно вытянутый чувствительный роstrum, позволяющий отыскивать пищу на ощупь. Осетровые живут на дне, питаются падалью или планктоном, отцеживая его из воды. Только хвост акульего типа напоминает о древних палеонисках.

Третий представитель выживших Chondrostei — *Polypterus* (рис. 32, Б), или многопер, обитающий в Центральной Африке примерно в тех же местобитаниях, что и африканская двоякодышащая рыба<sup>1</sup>. По строению плавников *Polypterus* сильно отличается от предкового типа. Хвостовой плавник у него почти симметричный, а спинной плавник разбит на ряд отдельных плавников (на что указывает его название); парные плавники в отличие от плавников любой типичной лучеперой рыбы снабжены короткой мясистой лопастью. Опять-таки в отличие от всех других ныне живущих лучеперых *Polypterus* обладает типичными (хотя и простыми) легкими, тогда как у других лучеперых на месте легких помещается плавательный пузырь (т. 2, с. 55—56), который редко участвует в дыхании, выполняя функции гидростатического органа. По строению носа многопер отличается от всех лучеперых, да и вообще от всех других животных, за исключением ныне живущего целаканта.

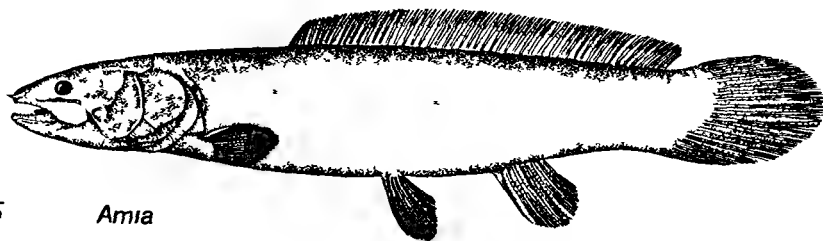
Поскольку у *Polypterus* имеются легкие и мясистые парные плавники, его долгое время относили к кистеперым. Однако при более внимательном изучении оказалось, что это было ошибкой. Легкие, вероятно, имелись у всех примитивных костных рыб и, очевидно, *Polypterus* (так же как и двоякодышащие) мог выжить в особых засушливых условиях именно благодаря тому, что они у него сохранились. Хотя плавники у него довольно мясистые, они заметно отличаются от плавников кистеперых. По общему строению многопер сходен с лучеперыми, а не с мясистолопастными, и его чешуя явно относится к ганоидному типу, резко отличаясь от чешуи мясистолопастных. Таким образом, *Polypterus* лучше рассматривать как несколько модифицированного потомка древних палеонисков, хотя не все исследователи с этим согласны; некоторые даже выделяют его в самостоятельный подкласс или класс Brachyopterygii.

**HOLOSTEI** В середине мезозоя роль доминирующей группы среди рыб перешла от Chondrostei к Holosteі. Прежний длинный загнутый вверх хвост акульего типа у них укоротился; челюсти раскрывались не так широко, чешуя многих форм утратила блестящий слой ганоина. В это время отмечена и другая тенденция: многочисленные лучеперые рыбы стали заселять моря. Главным центром эволюции лучеперых, начиная с юры и далее, очевидно, был океан. Морские Holosteі, однако, вымерли (в мелу эта группа встречается редко); единственные два ее представителя, дожившие до наших дней, обитают в пресных водах Северной Америки. Панцирная щука *Lepisosteus* (рис. 34, А) — быстро плавающая рыба, во многом близкая к предковым Holosteі, однако челюсти у нее вытянуты в соответствии с ее хищным способом питания. Другая форма, более продвинутая в эволюционном развитии, это *Ambloplites*, в просторечии известная как ильная рыба; она населяет озера и реки на среднем западе и на юге Северной Америки. У этих двух рыб внутренний скелет сильно окостеневает, но у

<sup>1</sup> *Calamochthys* — близкородственная форма, но с более вытянутым угревидным телом, обитающая в той же области, сказанное о *Polypterus* в большинстве случаев относится также и к *Calamochthys*



А *Lepisosteus*

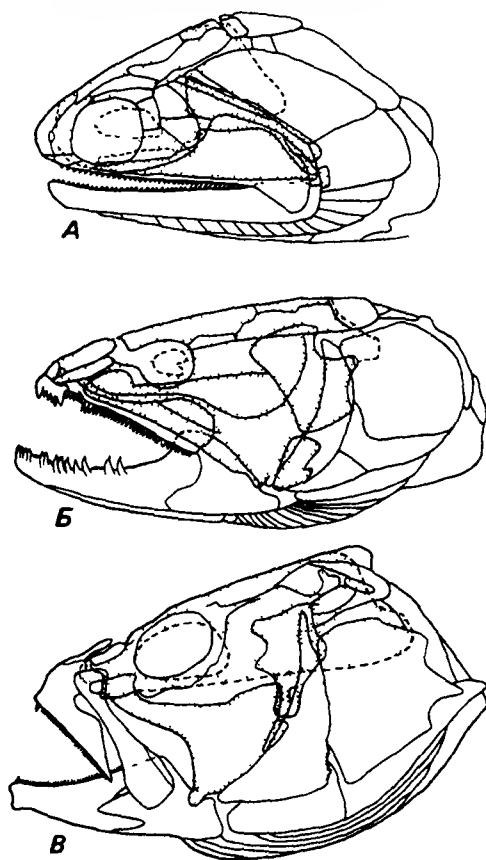


Б *Amia*

Рис. 34 Holostei (костные ганоиды) А Панцирная щука Б Ильная рыба. Обе формы обитают в пресных водоемах Северной Америки и являются единственными дожившими до наших дней представителями стадии, предшествующей костистым рыбам (По Goode)

*Amia* чешуя утратила ганоиновое покрытие и хвост очень похож на хвост костистых рыб.

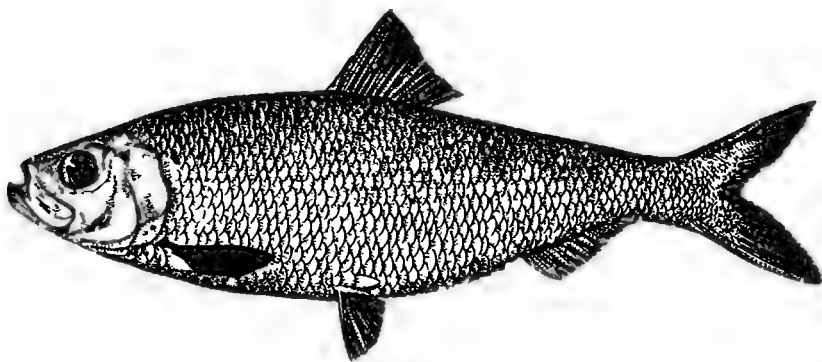
**TELEOSTEI** Как показывает само название — «окончательно костные» — это конечная группа лучеперых, доминирующая среди современных рыб Teleostei, или костистые рыбы, по-видимому, возникли от Holostei в мезозойских океанах и еще до конца мелового периода вытеснили эту более древнюю группу, превратившись в самую процветающую группу среди рыб. Хвост костистых рыб, первоначально похожий на акулий, укоротился, а хвостовой плавник стал внешне симметричным, хотя позвоночник все еще загибается вверх (см. рис. 123). Парные плавники маленькие; грудные плавники обычно расположены довольно высоко по бокам тела и могут действовать как тормоза, а брюшные плавники часто сильно сдвинуты вперед. Чешуя полностью утратила свое первоначальное блестящее ганоиновое покрытие и обычно состоит из тонких, гибких костных пластинок; иногда она вовсе отсутствует. Главные изменения, возникшие у лучеперых рыб и, по всей вероятности, обеспечившие им эволюционный успех, относятся к механизмам локомоции и питания. Мы уже отметили изменения в строении хвоста: изменения челюстного аппарата более сложные (рис. 35). В процессе эволюции лучеперых челюсти укорачиваются, поскольку гиомандибуляре и другие элементы, участвующие в их сочленении с мозговой коробкой, поворачиваются, так что у типичных Chondrostei они выступают постероventрально, у Holostei — ventрально, а у Teleostei — антероventрально от слухового отдела осевого черепа. По мере этих изменений верхнечелюстная кость постепенно становится свободной от остальных костей крыши черепа, исключается из состава костного обрамления рта и образует рычаг, вращающийся относительно передней точки прикрепления. У большинства костистых рыб предчелюстная кость также становится способной к самостоятельным движениям, так что при открывании рта верхняя челюсть выдвигается вперед (понаблю-



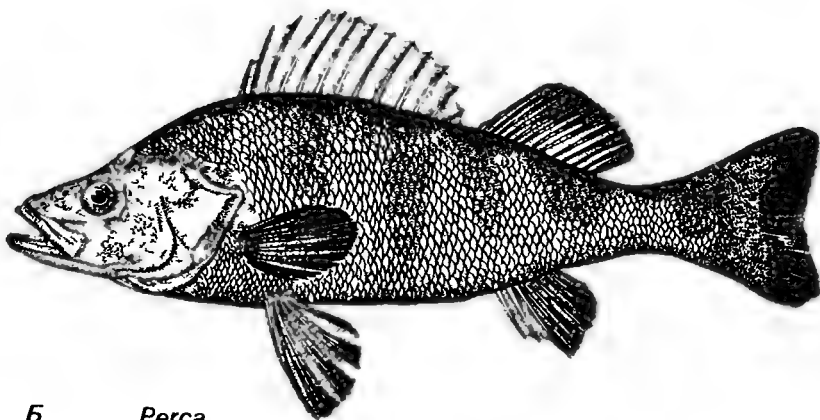
15 Схемы строения черепа различных лучеперых (вид сбоку). А. Палеониск *Pteronisculus*. Б. Костный ганоид — ильная рыба (*Amia*). В. Высокоразвитая костистая рыба *Epinephelus*. Штриховыми линиями очерчены кости крыши черепа; мозговая коробка покрыта редкими точками; подвесок и небная кость густо покрыты точками. Обратите внимание на то, что подвесок сохраняет дорсальное положение при задней части мозговой коробки, но его вентральный конец смещается вперед по мере укорочения челюсти. Обратите также внимание на освобождение элементов черепа на переднем его конце. (По Schaeffer, Rosen.)

дайте за золотой рыбкой — ее верхняя челюсть буквально выезжает вперед). Эти изменения в костях, разумеется, коррелируют с важными изменениями в мышцах, которые становятся крупнее и гораздо сложнее. В результате возникает система, адаптированная к потреблению пищи почти любого типа (и даже такой, использование которой кажется невозможным).

В морской среде костистые рыбы составляют преобладающее большинство всех рыб (численно превосходя акул и скатов). Они заселили все без исключения морские местообитания — от прибрежной полосы до глубоководной зоны. Кроме того, они образуют почти всю фауну рыб в пресных водах. Костистые рыбы безусловно самые многочисленные из всех позвоночных. По имеющимся оценкам число разных видов достигает 20 000, а численность только одного вида — атлантической сельди — вероятно достигает  $10^{12}$ ! Несомненно, такое процветание костистых частично обусловлено адаптивностью строения их тела, но в известной степени также их необыкновенной плодовитостью. Современные представители других групп костных рыб откладывают лишь скромное число яиц, тогда как среди костистых сельдь, например, может отложить за один сезон 30 000, а треска — до 9 млн. яиц. Индивидуальная выживаемость не имеет большого значения: если всего лишь из двух яиц разовьются особи, которые достигнут половой зрелости и размножатся, то это обеспечит поддержание численности популяции на постоянном уровне. Благодаря своему обилию костистые рыбы служат одним из важных источников пищи для человека; они поставляют нам в весьма съедобной форме содержащиеся в океане



А *Clupea*



Б *Perca*

Костистые рыбы А Примитивная форма — сельдь Б Эволюционно более продвинутая форма из колючеперых — желтый окунь (По Goode)

органические вещества, которыми особенно богаты относительно мелководные «банки» континентальных шельфов, где осуществляется большая часть рыбных промыслов.

Лосось и форель, сельди и их родичи (рис 36, А) принадлежат к примитивным группам костистых рыб; карпы и сомы — к одной из крупных групп пресноводных костистых; более прогрессивная и многочисленная, но почти исключительно морская группа — колючеперые костистые, у которых мягкие лучи плавников хотя бы частично заменены толстыми колючими лучами (типичный представитель — окунь, рис. 36, Б и 37)

Костистые рыбы отличаются наибольшим разнообразием среди позвоночных. Во всех их группах как низкого, так и высокого ранга наблюдается очень большое разнообразие по форме тела; некоторые примеры можно видеть на рис. 38. Столь же сильно различаются костистые рыбы и по образу жизни. Так, по типу питания они варьируют от потребителей микроскопических растительных частиц до хищников, нападающих на других рыб. И хотя костистым рыбам не удалось заселить сушу или воздушное пространство, среди них неожиданно велико число форм, способных ползать по земле (например, анабас). а «летучие рыбы» могут планировать над водой.

При любом сравнительном изучении морфологии или физиологии позво-

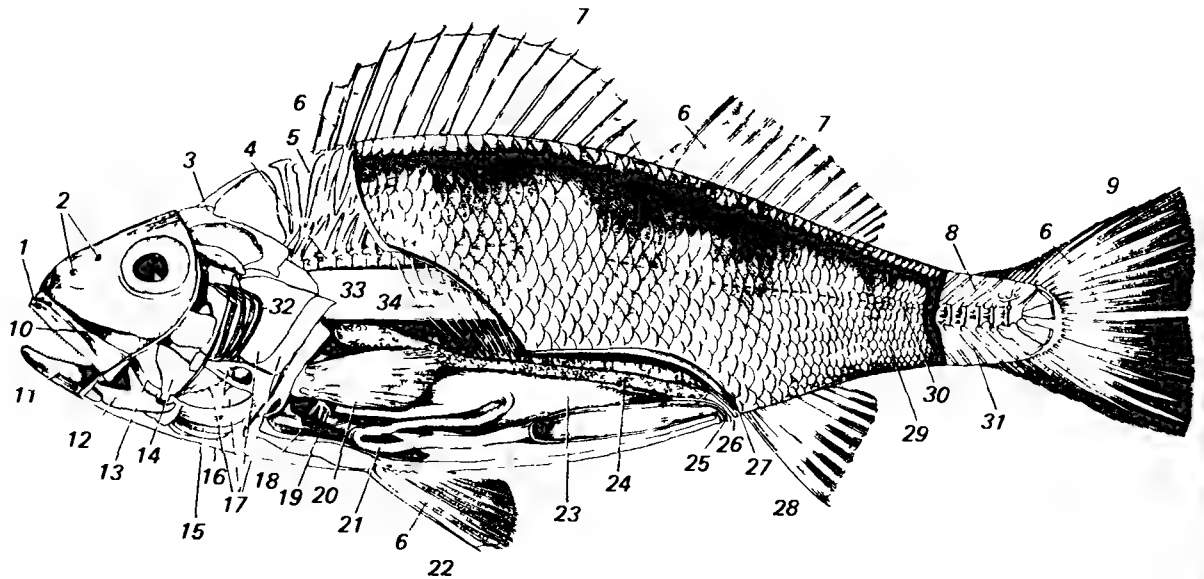
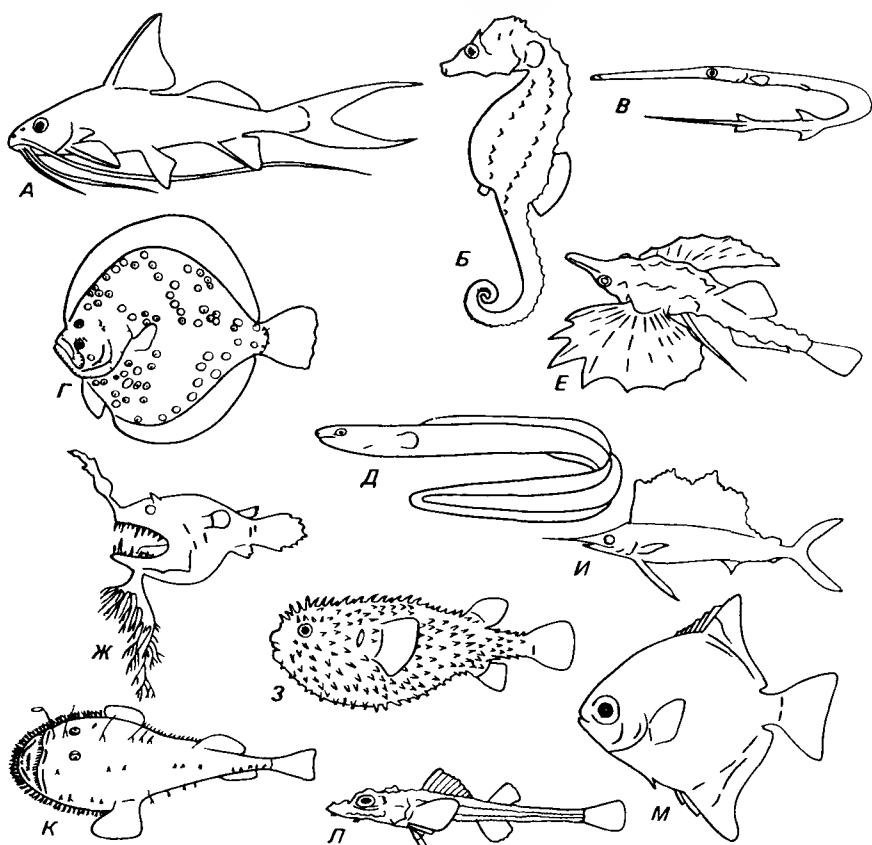


Рис. 37. Схема строения костистой рыбы на примере окуня (*Perca*) 1 — предчелюстная кость; 2 — носовые отверстия; 3 — гребень верхнечелюстной кости; 4 — тела позвонков; 5 — птеригофоры; 6 — кожные лучи плавников; 7 — спинные плавники; 8 — верхние остистые отростки; 9 — хвостовой плавник; 10 — верхнечелюстная кость; 11 — зубная; 12 — сочленовная; 13 — крыловидная; 14 — квадратная; 15 — лучи жаберной перепонки; 16 — луковица аорты; 17 — кости жаберной крышки; 18 — печень; 19 — пилорические придатки; 20 — грудной плавник; 21 — кишка, 22 — брюшной плавник; 23 — желудок; 24 — яичник; 25 — анальное отверстие; 26 — мочепооловое отверстие; 27 — брюшная пора; 28 — анальный плавник; 29 — чешуя; 30 — боковая линия; 31 — гемальные отростки; 32 — жаберные дуги; 33 — плавательный пузырь; 34 — ребра. (Из Деап.)

ночных, затрагивающем костистых рыб, всегда следует помнить об их экологической истории. Поскольку считается, что наземные позвоночные произошли от пресноводных рыб, структуры и функции, обнаруживаемые у пресноводных костистых, часто рассматривают как характерные для структур или функций, которыми когда-то обладали предки четвероногих. Мы не должны, однако, забывать, что наши обычные рыбы принадлежат не к той ветви родословного древа рыб, которая дала начало четвероногим. Следует также помнить, что современные пресноводные костистые рыбы, по всей вероятности, не были с самых ранних дней своей истории обитателями только пресных водоемов; в их истории, почти несомненно, была длительная фаза жизни в море.

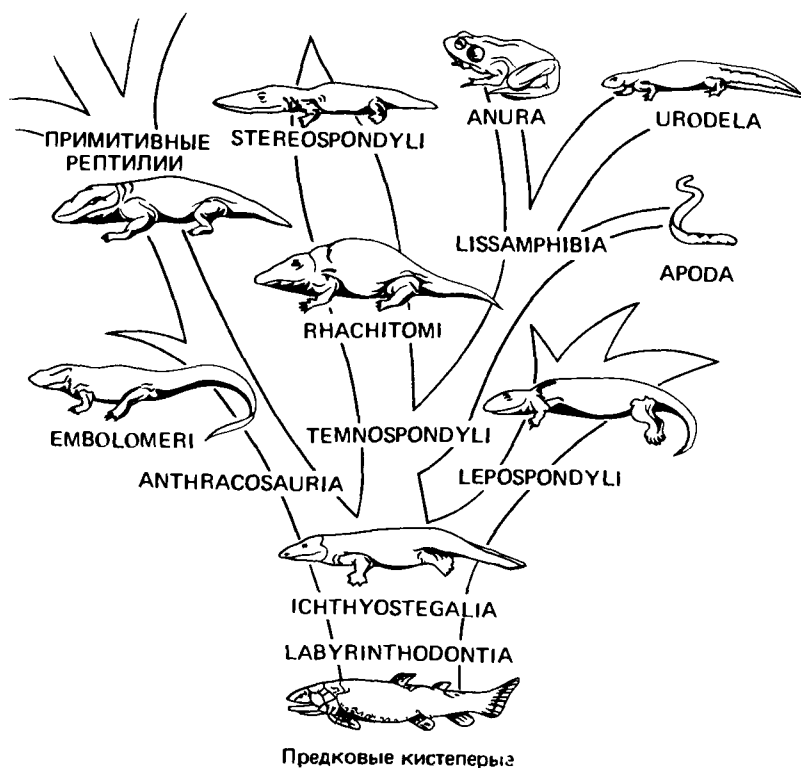
### АМФИБИИ

Самой грандиозной из всех рискованных затей, предпринятых позвоночными за всю их долгую историю, было, пожалуй, развитие четвероногости и выход на сушу; этот шаг был сопряжен с коренными функциональными изменениями и привел к глубоким структурным перестройкам. Переход от плавания к передвижению на четырех ногах и от жаберного дыхания к легочному — самые явные из тех изменений, которые необходимы для жизни на суше. Однако, как показывает анализ, выход на сушу потребовал изменений почти в каждом органе или системе органов.



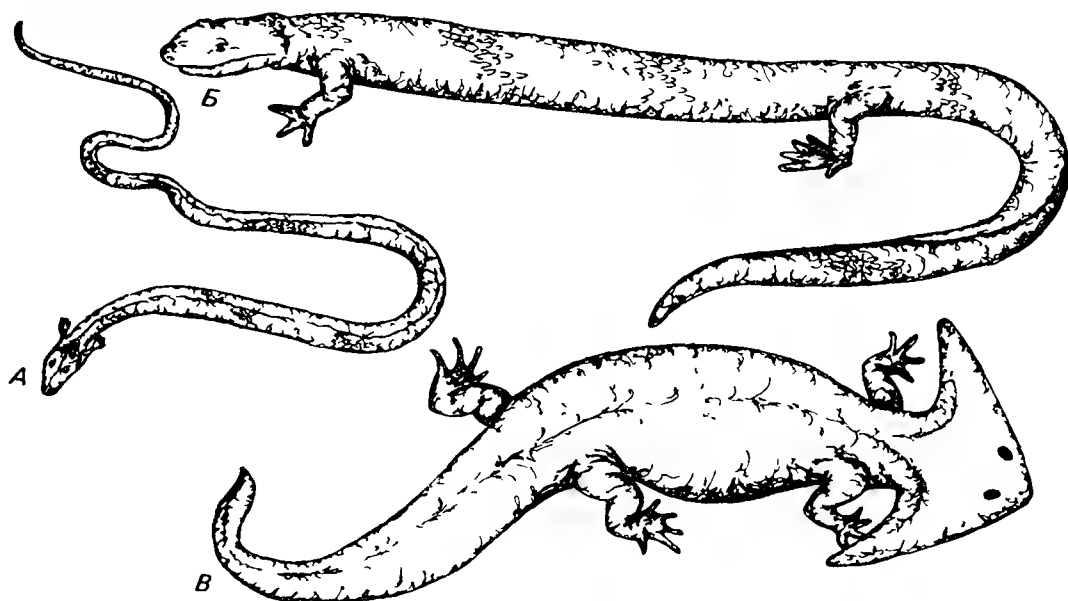
Некоторые представители костистых рыб, иллюстрирующие огромное разнообразие их форм. Для желающих ознакомиться с костистыми рыбами более подробно указаны семейства, к которым относятся эти формы: А Pimelodidae, Б Syngnathidae, В Fistularidae, Г Scophthalmidae, Д Congridae, Е Pegasidae, Ж Linophrynidae, З Diodontidae, И Istiophoridae, К Lophidae, Л Agonidae, М Monodactylidae (По Greenwood et al.)

Первой группой наземных позвоночных был класс **Amphibia**. В него входят три современных отряда (рис. 39): лягушки и жабы (**Anura**, или бесхвостые), тритоны и саламандры (**Urodela**, или хвостатые) и несколько червеобразных роющих форм (**Apoda**, s. **Gymnophiona** — безногие, или гимнофионы). Самые обычные среди них — бесхвостые амфибии, хорошо знакомые жителям умеренных областей и очень разнообразные в тропиках. Многие структурные модификации бесхвостых, особенно в скелетной системе, явно отражают их специализацию к передвижению прыжками. Хвостатые амфибии — менее заметные, но довольно обычные обитатели влажных мест в северной умеренной зоне. По внешнему виду они похожи на тех амфибий, которые впервые возникли от предковых рыб. Тело у них сильно вытянуто, но массивное, с мощной осевой мускулатурой и хорошо развитым хвостом, который помогает при плавании. Непарные плавники рыб исчезли, а парные превратились в типичные наземные конечности — главный отличительный признак четвероногих. Безногие амфибии, вероятно, неизвестны большинству читателей этой книги, так как к ним относится всего несколько родов мелких слепых роющих форм, обитающих в тропиках и похожих на дождевых червей.



Родословное древо амфибий. Три современных отряда (Anura, Urodela, Apoda) имеют, возможно, общее происхождение, возникнув в позднем палеозое от примитивных Rhachitomi, однако вопрос этот пока остается открытым. Данная родословная носит предварительный характер и может вызвать серьезные возражения; так, например, вряд ли Lepospondyli представляют собой единую группу, как показано здесь.

Во внутреннем строении хвостатых, а также других современных амфибий имеется ряд черт, заполняющих разрывы между строением мясистопастных рыб и наземных позвоночных, принадлежащих к высшим классам. Строение и функции амфибий играют важную роль в сравнительной анатомии и физиологии. Однако при этом следует проявлять осмотрительность. Лягушки, тритоны и червяги — это амфибии, а амфибии — самый примитивный класс четвероногих. Тем не менее из этого вовсе не следует, что современные амфибии и в самом деле примитивны. У представителей современных отрядов скелет редуцирован; многие кости черепа утрачены и наблюдается тенденция, в особенности у хвостатых амфибий, к сохранению хрящей, имевшихся у зародыша. В общем строение позвоночника, по-видимому, сильно отличается у них от его строения у действительно предковых наземных форм, а сильное укорочение туловища и редукция хвоста у лягушек указывает на высокую степень специализации. Конечности тритонов, по-видимому, не слишком отличаются от предковых, однако у лягушек они очень сильно модифицированы, а у безногих амфибий просто отсутствуют. Относительно мягких тканей высказываться столь же уверенно мы не можем, однако есть основания считать, что у современных форм они по многим признакам также отклоняются от того, что характерно для предковых амфибий. Лягушка по своему строению во многом так же далека



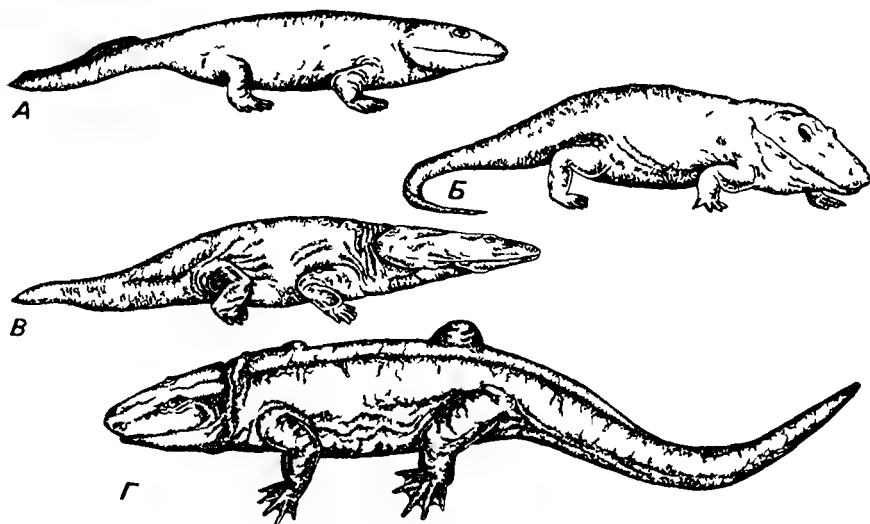
Представители вымерших тонкопозвонковых амфибий (Lepospondyli). А *Dolichosoma* — представитель отряда Aistopoda. Б. *Cardiocephalus* — представитель Microsauria. В. *Diplocaulus* — один из Nectridea. Все это были мелкие формы, населявшие болота верхнего палеозоя, более или менее похожие на саламандр. (А — по Špinar, Burian; Б — по Gregory et al.; В — по Colbert.)

от самых древних наземных позвоночных, как и человек, и даже хвостатые амфибии в этом смысле вызывают подозрение.

В поисках настоящих предков четвероногих в целом следует обратиться к палеонтологической летописи позднего палеозоя: в карбоне и в нижней перми сохранились остатки многочисленных и разнообразных примитивных амфибий. К сожалению, систематика этих и других амфибий выше уровня отрядов вызывает разногласия. Большинство исследователей согласится с принятым в этой книге делением на отряды, однако вопрос о взаимосвязях между ними служит предметом горячих споров. Для удобства мы делим амфибий на три подкласса, совершенно не будучи уверенными в том, что это естественные группы.

К группе Lepospondyli (тонкопозвонковые; рис. 40) относят ряд небольших животных, у которых костное тело позвонков имеет форму шпильки, полого цилиндра. Это диагностический признак данной группы. Мы делим Lepospondyli на четыре отряда (другие авторы выделяют больше или меньше отрядов). К отряду Aistopoda принадлежат несколько совершенно безногих вытянутых змеевидных форм. Хотя Aistopoda появляются в палеонтологической летописи раньше других форм, они, несомненно, были высоко специализированы. Nectridea — группа животных, очень похожих на тритонов, хотя у некоторых из них были довольно странные «рога», образованные разрастанием постеролатеральных углов черепа. У всех нектридий имелись довольно странные и очень своеобразные позвонки. К отряду Microsauria относились довольно разнообразные, но в своей основе сходные с саламандрами животные; они, вероятно, не связаны тесным родством с двумя другими отрядами и в сущности даже не являются





Представители лабиринтодонт *А* *Ichthyostega* — самое раннее среди известных нам четвероногих из девона Гренландии, принадлежащее к *Ichthyostegalia* *Б* *Eryops* — «типичный» представитель *Temnospondyli* *В* *Metoposaurus* — далеко продвинувшийся представитель *Temnospondyli*, который вел целиком водный образ жизни *Г* *Diplovertebron* — один из ранних *Anthracosauria* Лабиринтодонты составляли разнообразную группу примитивных амфибий, многие из которых достигали крупных размеров и больше походили на рептилий, чем мелкие и «дегенеративные» современные амфибии (*А* и *Г* — по Špinar, Burian, *Б* — по Romer, *В* — по Fenton, Fenton)

настоящими тонкопозвонковыми. Иногда к *Microsaugia* относят также формы, которых мы здесь назовем *Lysorophia*; это также мелкие полуводные животные с редуцированными конечностями. Представляется вероятным, что первые *Lepospondyli*, несмотря на свою древность, были хотя и ранней, но боковой ветвью основного ствола наземных животных

Истинных предков четвероногих надо искать в другой группе ранних амфибий — *Labyrinthodontia* (рис. 41). Это были животные разных размеров, но в общем значительно более крупные, чем жившие в одно с ними время *Lepospondyli*; некоторые формы достигали величины крокодилов. Диагностическим признаком группы служит строение позвонков, от которых вполне могли возникнуть позвонки рептилий и высших позвоночных (рис. 119 и 120) Если не считать отсутствия непарных плавников и наличия коротких, но массивных ног, развившихся из парных плавников, самые ранние лабиринтодонты — отряд *Ichthyostegalia* из верхнего девона Гренландии и Австралии — по многим признакам очень сходны с мясистолапастными, от которых они произошли Это были первые позвоночные, ходившие по суше

Лабиринтодонты достигли расцвета в конце палеозоя. Особенно разнообразна и многочисленна была одна из главных групп — *Temnospondyli*. Для нее были типичны полуводные формы, похожие на крокодилов, а также крупные неуклюжие животные, похожие на ящериц, проводившие больше времени на суше. В эту же группу входили чисто водные формы с уплощенным телом и маленькими ногами, дожившие до позднего триаса. Другая группа — *Anthracosauria* — была не столь многочисленна и существовала не так долго, но она имеет важное значение с точки зрения филогении; в нее входили формы, очень сходные с рептилиями по строению скелета. Именно от этих лабиринто-

донтов в конце карбона возникли первые рептилии, и члены этой группы часто упоминаются как «типичные примитивные четвероногие» (как на рис 167 и сопровождающих его описаниях)

Когда возникли три современных отряда амфибий? Вопрос этот остается нерешенным. Первая «предлягушка» известна из триаса, а типичные, хотя и довольно примитивные, бесхвостые существовали в юре. В юре найдены и первые хвостатые, а безногие в палеонтологической летописи почти не представлены (только позвонки из третичного периода). В строении современных амфибий нет почти ничего, что явно указывало бы на их происхождение либо от лабиринтодонтов, либо от *Lepospondyli*. Адаптации, имеющиеся у бесхвостых и хвостатых, настолько различны, что, по мнению многих исследователей, они появились в процессе эволюции независимо от разных палеозойских предков. Однако недавно были обнаружены важные общие черты в строении уха, зубного аппарата и т. п. Это позволяет считать, что, несмотря на последующую дивергенцию, три современных отряда могли иметь общее происхождение, вероятнее всего, хотя в этом нет абсолютной уверенности, они произошли от лабиринтодонтов группы *Temnospondyli*, и их можно объединить в крупный подкласс *Lissamphibia*, равный по рангу *Labyrinthodontia* и *Lepospondyli*. Другие авторы считают *Temnospondyli* предками только бесхвостых, по их мнению, хвостатые и безногие скорее происходят от *Microsauria*.

Возникновение ранних наземных позвоночных иногда «объясняли» неким «стремлением» рыб, бывших их предками, к жизни на суше. Это, конечно, абсурдное допущение, возникновение самых первых амфибий, способных ходить по земле, было, по-видимому, в основном счастливой случайностью. Амфибии, очевидно, эволюционировали от предковых кистеперых к концу девона. Легкие, уже имевшиеся у предковых костных рыб, представляли собой превосходную адаптацию, которую можно было использовать в воде, бедной кислородом, либо при сезонном пересыхании водоемов, либо при аналогичных условиях в устьях рек или прибрежных местообитаниях. Но если ручей или заводь совершенно высыхает, то типичная рыба передвигаться уже не может и гибнет. Некоторое дальнейшее развитие мясистых плавников, уже имевшихся у кистеперых, могло дать их счастливым обладателям возможность добраться ползком (поначалу с невероятными усилиями и в муках) до какого-либо сохранившегося водоема, где они могли вновь перейти к обычному для рыб образу жизни.

Таким образом, возможно, что конечности, являющиеся диагностическим признаком четвероногих, вначале были всего лишь одной из адаптаций к водному образу жизни. Самая первая амфибия была просто-напросто четвероногой рыбой. Меньше всего ей могло прийти в голову (если бы она была способна мыслить) выйти на сушу, ведь первые амфибии питались животной пищей, а на земле ее было для них очень мало, так как насекомые широко распространились только в позднем карбоне. Прошло, вероятно, много времени, прежде чем потомки этой амфибии начали исследовать возможности земного существования, открывшиеся перед ними благодаря их новому способу передвижения. И даже сегодня лишь немногие из ее потомков, остающиеся амфибиями, полностью используют эти возможности.

Термин «амфибия» отражает способность к двойному образу жизни, проявляемую многими представителями этого класса. Некоторые жабы проводят большую часть своей жизни на настоящей сухой земле, но большинство амфи-

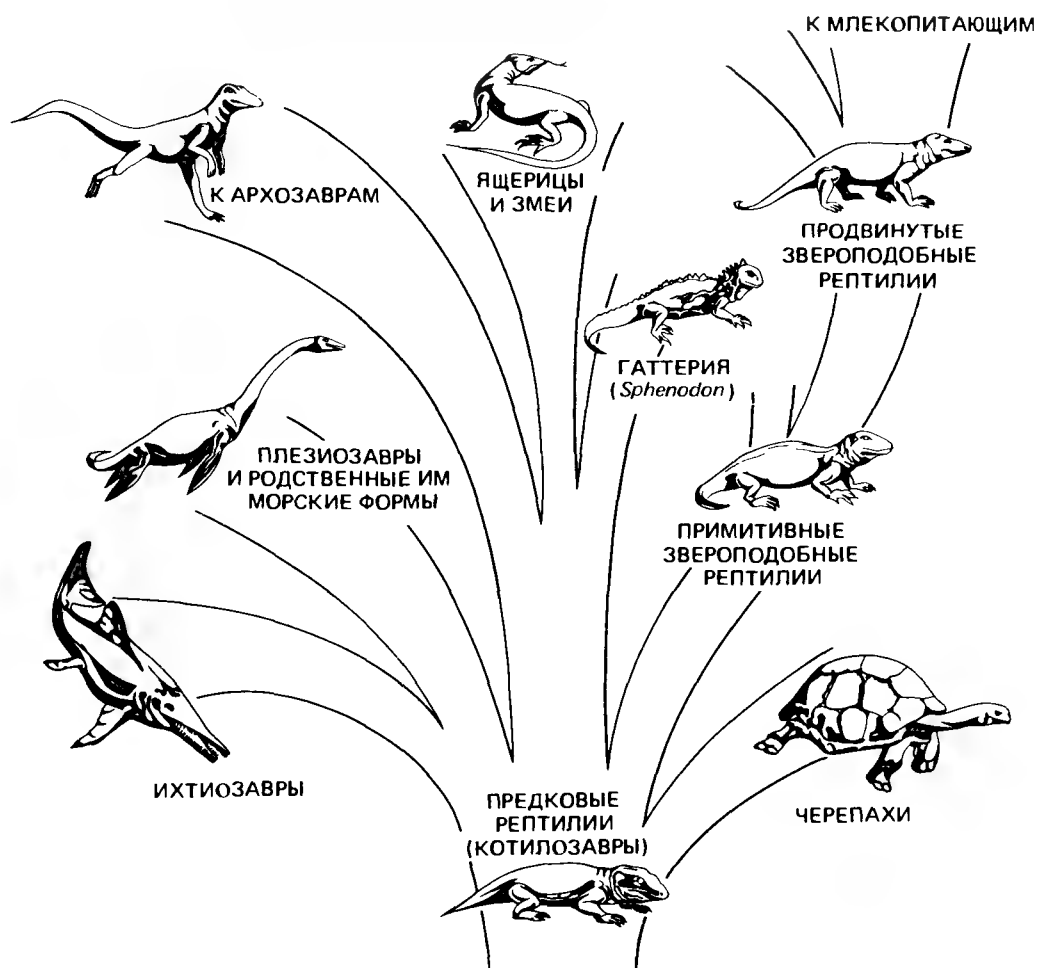
бий не решаются удаляться от берегов рек, а некоторые современные формы, подобно своим предкам, все еще остаются по существу обитателями вод. Типичный для амфибий способ развития, характерный для хорошо знакомых нам лягушек и жаб, обитающих в северных умеренных областях, мало чем отличается от способа развития предковых рыб. Яйца откладываются в воду, где из них развиваются головастики, живущие в воде и дышащие жабрами. Только после того как головастик почти достигнет размеров взрослой особи, жабры заменяются легкими и полностью разовьются конечности, становится возможной жизнь на суше. Амфибии прикованы к воде способом своего развития и необходимостью периодически возвращаться в водную среду для размножения. Хотя многие современные амфибии с помощью разнообразных адаптаций пытаются избежать этого затруднения, ни одна из них не достигла полного успеха в качестве целиком наземной формы. Более того, некоторые тритоны как бы отказались от таких попыток; такие формы, как американский протей (*Necturus*), никогда не выходят на сушу, сохраняют наружные жабры, дышат в воде и размножаются по существу в личиночном состоянии (неотения).

## РЕПТИЛИИ

Рептилии — потомки древних амфибий, которые удачно разрешили проблему размножения на суше и стали первыми полностью наземными позвоночными. «Изобретение» амниотического яйца нового типа (и связанные с этим процессы развития; см. гл. 5) — главный диагностический признак, отличающий рептилий от амфибий.

Рептилии откладывают яйца на суше, и, следовательно, необходимость в какой бы то ни было адаптации к водному образу жизни у молодежи или у взрослых особей отпадает. Яйцо этого типа нам хорошо знакомо — от рептилий оно перешло к произошедшим от них птицам. Скорлупа создает защиту. Крупный желток служит обильным источником пищи, так что молодая рептилия (в отличие от головастика) к моменту вылупления достигает довольно больших размеров и представляет собой миниатюрную копию взрослой особи, а поэтому ей нет нужды самой добывать себе пищу, необходимую для созревания (судя по большинству птиц, от этого очевидного преимущества можно отказаться). Из нескольких зародышевых оболочек, имеющих под скорлупой, одна покрывает снаружи зародыш и желток. Вторая служит чем-то вроде легких, поглощая кислород, проникающий через пористую скорлупу. Третья (амнион) окружает амниотическую полость, наполненную жидкостью (миниатюрная копия прежнего водоема), в которую погружен зародыш. Возникновение такого яйца было столь важным достижением в эволюции наземных позвоночных, что, как уже говорилось, рептилий вместе с произошедшими от них птицами и млекопитающими часто объединяют под общим названием амниот.

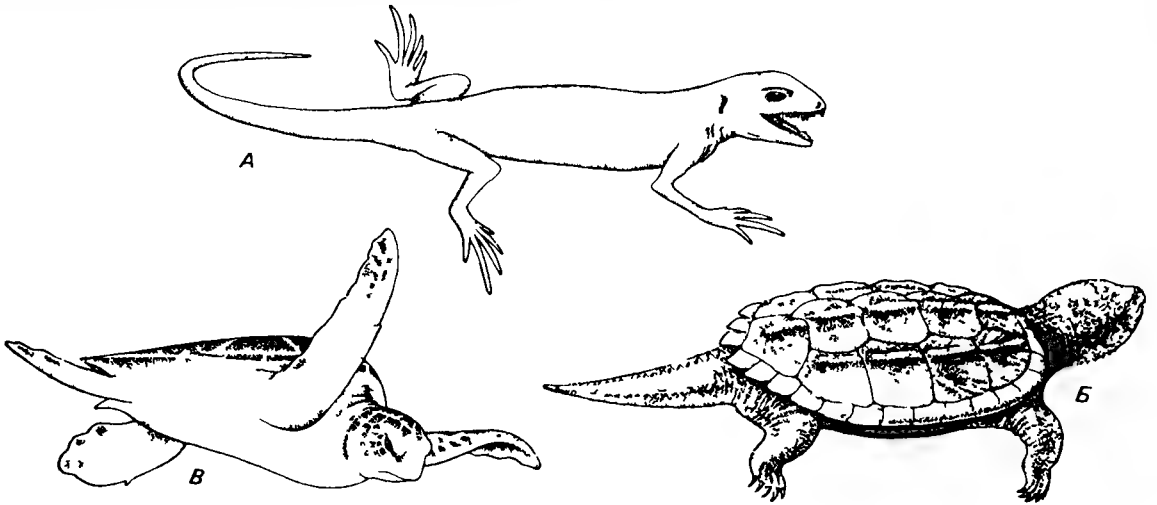
Возможно, что самые древние рептилии все еще вели водно-наземный образ жизни и что яйцо амниот было просто одной из адаптаций, существовавшей параллельно с другими адаптациями, наблюдаемыми у современных амфибий, но более совершенной, поскольку эта адаптация спасала яйца от высыхания и от хищников, обитавших в древних водоемах. Более вероятно,



Упрощенное родословное древо рептилий. Архозавры показаны более подробно на рис. 47. (По Romer.)

однако, что первые рептилии были мелкими наземными формами, которые, если сравнивать их с ныне живущими формами, можно было скорее считать странноватыми ящерицами, чем необычными саламандрами.

Современные рептилии — это главным образом ящерицы, змеи и черепахи — достигают среднего обилия в тропических областях, но не играют существенной роли в фауне умеренных областей, а в холодном климате, где этим «холоднокровным» животным выжить трудно, отсутствуют совсем. Однако современные виды — это всего лишь скудные остатки огромного множества рептилий, которые, начиная с позднего палеозоя, дали ошеломляющее разнообразие форм, в течение длительного периода господствовавших на земле, так что мезозойскую эру даже называют «веком рептилий» (рис. 42). Основная линия, от которой произошли рептилии, — давно вымерший отряд *Cotylosauria* (рис. 43, А) — во всем, кроме усовершенствованного размножения, оставалась очень архаичной; конечности у котилозавров отходили в стороны от туловища и по большинству признаков они мало продвинулись вперед по сравнению со своими предками и близкими родичами среди амфибий. Самые первые и наиболее примитивные котилозавры имели небольшие размеры, но некоторые из более

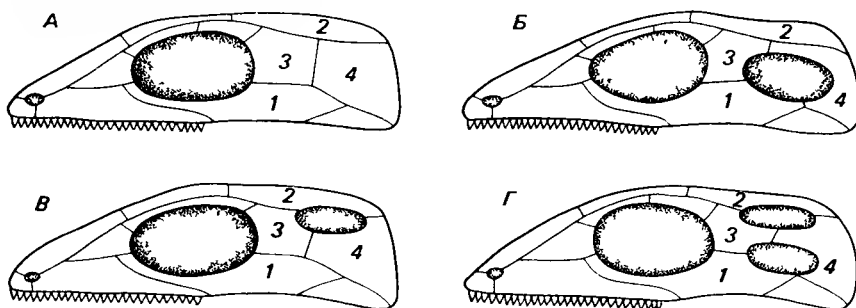


Анапсидные рептилии А Примитивный котилозавр *Cephalerpeton*, очень похожий на ящерицу Б и В Две современные черепахи каймановая черепаха (*Chelydra*, Б) и зеленая (суповая) черепаха (*Chelonia*, В) (А — из Carroll, Baird, Б и В — из Young)

поздних форм были крупными неуклюжими травоядными. Несомненно, благодаря тому, что рептилиям удалось разорвать цепи, приковывавшие их к воде, от котилозавров могли возникнуть группы, занявшие такое видное положение в фауне мезозоя.

Черепахи (отряд *Testudines*, рис. 43, Б и В) — боковая ветвь, отходящая от основного ствола рептилий. Неуклюжесть черепах напоминает об их палеозойских предках, однако у них имеется заметное достижение — развитие костного панциря, покрытого щитками и защищающего спину и брюхо. В панцирь включены ребра и костные пластинки кожного происхождения, а плечевой и тазовый пояса лежат внутри. Ни у одного другого позвоночного пояса конечностей не располагаются *внутри* от ребер. Надев броню, черепахи стали консерваторами и, начиная с триаса, почти не прогрессировали. Единственное сколько-нибудь существенное более позднее усовершенствование, достигнутое черепахами, это приобретение отсутствовавшей прежде способности втягивать голову под панцирь. У всех хорошо знакомых нам форм (называемых скрытошейными черепахами, или *Cryptodira*) это достигается путем S-образного изгибания шеи в вертикальной плоскости и подтягивания головы назад; некоторые своеобразные тропические формы (бокошейные, или *Pleurodira*) прячут голову, изгибая шею вбок в горизонтальной плоскости. Подобно большинству древних черепах современные черепахи по большей части ведут полуводный образ жизни, населяя болота и пруды. Некоторые формы, однако, вернулись к чисто водному образу жизни; кроме того, имеется несколько морских форм с веслообразными конечностями для активного продвижения вперед. Противоположную крайность составляет группа сухопутных черепах (сем. *Testudinidae*), которые полностью перешли к наземному образу жизни.

У двух упомянутых до сих пор отрядов рептилий в крыше черепа, так же как у их предковых амфибий, отверстия имеются только для главных органов чувств, т. е. для ноздрей и глаз (у котилозавров — также для теменного

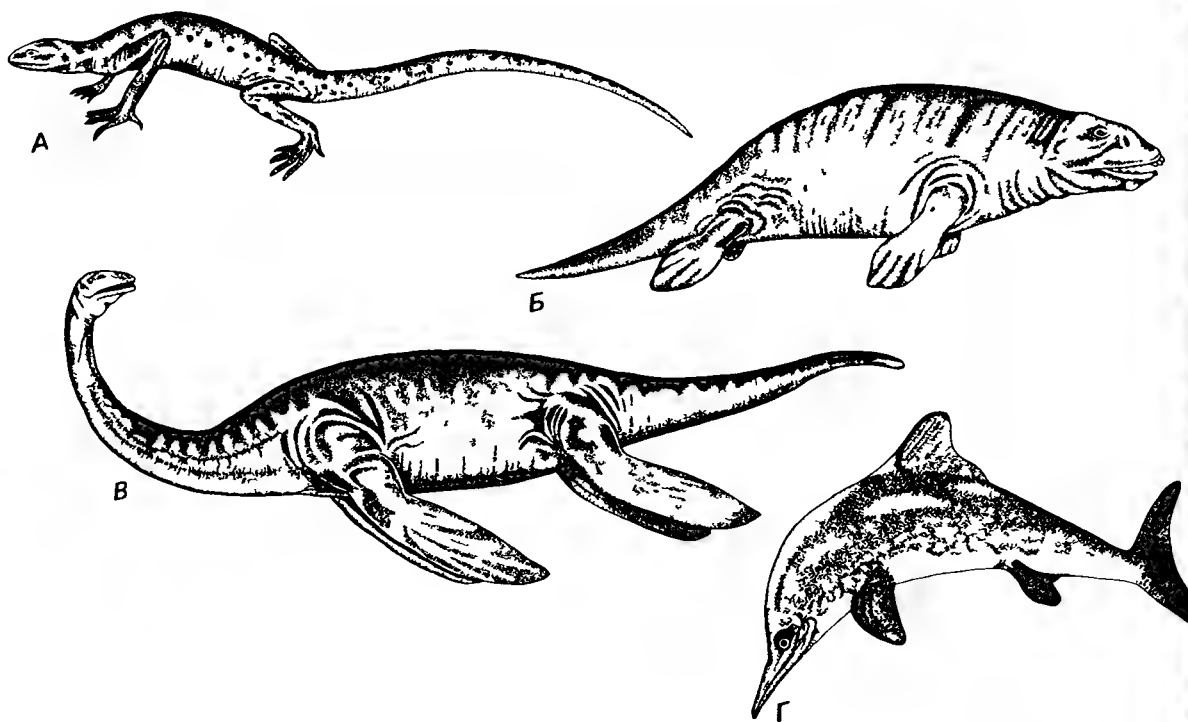


Схемы расположения височных ям у рептилий. А. Анапсидный тип (котилозавры, черепахи). Б. Синапсидный тип (звероподобные рептилии). В. Эвриапсидный тип (вымершие плезиозавры и др.). Г. Диапсидный тип (клювоголовые, архозавры, а также ящерицы и змеи, утратившие одну или обе височные дуги) 1 — скуловая кость; 2 — теменная; 3 — заглазничная; 4 — чешуйчатая

глаза). По этому признаку котилозавров и черепах относят к группе **Anapsida** (рис. 44; см. также т. 1, с. 300). У всех других рептилий в височной области появляются «дополнительные» отверстия — **височные ямы**, служащие диагностическими признаками в систематике рептилий. У некоторых форм, относящихся к подклассу **Euryapsida**, с каждой стороны имеется по одной височной яме; они располагаются высоко в щечной области — так называемый эвриапсидный или парапсидный тип. У рептилий подкласса **Synapsida** также одна височная яма, но располагается она более вентрально, чем у эвриапсид. Наконец, у представителей двух подклассов — **Lepidosauria** и **Archosauria** — череп диапсидного типа с двумя височными ямами с каждой стороны.

Все эвриапсидные рептилии (рис. 45) вымерли, и сведений о них мало. Некоторые были, по-видимому, очень примитивными, ящерицеподобными наземными формами; их относят к отряду **Araeoscelidia**. К сожалению, по мере изучения этих форм возникает все больше сомнений в том, что они относятся к эвриапсидам; некоторые авторы вообще отрицают существование этой группы.

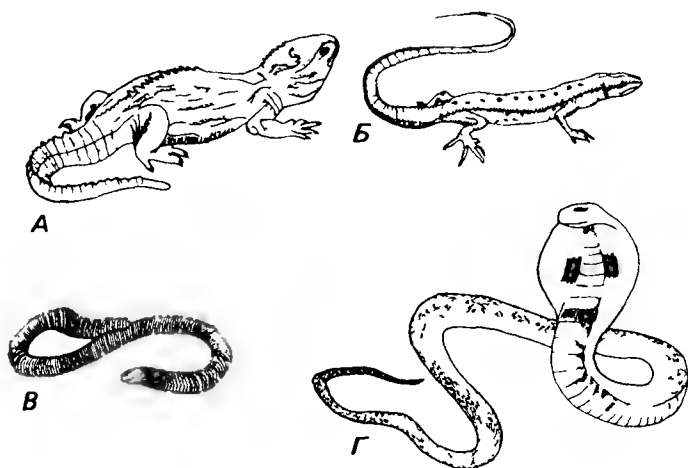
Несмотря на свою новоприобретенную способность к завоеванию суши, многие группы мезозойских рептилий, подобно морским черепахам, выбрали жизнь в море. Особенно известны такие мезозойские морские формы, как плезиозавры, плакодонты и ихтиозавры. Как показали недавние исследования, не все они были настоящими эвриапсидами: некоторые из них были, вероятно, модифицированными диапсидами. Плезиозавра (отряд **Sauropterygia**) нередко описывают как «змею, продетую через тело черепахи». Плезиозавры вовсе не родственны ни одной, ни другой из этих двух рептилий, но описание очень удачное. У плезиозавров была длинная шея или длинное рыло или и то и другое вместе, а тело короткое, широкое и относительно плоское. Возврат к настоящему рыбьему способу передвижения был невозможен ввиду того, что туловище не сгибалось, а хвост был коротким; зато конечности плезиозавров превратились в мощные, напоминающие весла структуры, с помощью которых они «гребли», прокладывая себе путь в океане. В сущности их движения, подобно движениям морских черепах, могли быть летательными, а не гребными. Более примитивные формы (нотозавры) также были модифицированы, хотя и не столь эффектным образом.



Эвриапсидные рептилии, имевшие одну пару дорсальных височных ям *A* *Araeoscelis* — небольшой представитель отряда *Araeoscelidia*, похожий на ящерицу *Б* *Placodus* — один из представителей *Placodontia*, питавшийся моллюсками *В* Плеззиозавр — представитель *Sauropterygia* *Г* *Stenopterygius* — один из ихтиозавров, очень похожий на рыбу (*A* — *В* по Fenton, Fenton, *Г* — по Špinar, Burian)

Плакодонты (отряд **Placodontia**) — триасовые формы, которые перешли к питанию моллюсками и другими беспозвоночными с твердым панцирем. Это были тяжеловесные животные с уплощенным телом; некоторые из них были одеты броней, похожей на панцирь черепах. Их родственные связи с плезиозаврами, как и все, что касается эвриапсид, в настоящее время вызывают споры, а некоторые исследователи вообще отрицают близкое родство между этими группами.

Еще более необычным строением отличались **Ichthyosauria** — «рыборептилии». Плезиозавры, возможно, были способны по крайней мере передвигаться вперевалку по побережью, подобно морским черепахам или тюленям. Ихтиозавры же превратились в полностью морские формы, так же как морские свиньи или дельфины (с которыми у них много аналогичных признаков); судя по палеонтологическим данным, они перешли от откладки яиц на суше к живорождению. Форма тела целиком вернулась к рыбьей: шея втянулась в туловище, придав ему веретенообразную форму, конечности укоротились, превратившись в маленькие приспособления для управления движением. Передвигались ихтиозавры, подобно рыбам, за счет волнообразного изгибания туловища и хвоста; на спине у них развился плавник, похожий на рыбий (однако, так же как плавник китов, он был лишен костных лучей, поддерживающих спинные плавники рыб). Хвост, сходный с акульным, превратился в мощный плавательный



Лепидозавры — преобладающая группа среди современных рептилий. А. Гаттерия (*Sphenodon*) — крайне примитивная форма, обитающая на Новой Зеландии, единственный доживший до наших дней представитель отряда *Rhynchocephalia*. Б. Обыкновенная ящерица *Lacerta* (подотряд *Lacertilia*). В. Двуходка (*Amphisbaena*) — безногий представитель подотряда *Amphisbaenia*. Г. Кобра (*Naja*); подотряд *Serpentes* (А — по Young; Г — по Newman.)

орган; однако в его строении было одно существенное отличие: у акулы конец позвоночника загнут вверх и заходит в верхнюю лопасть хвостового плавника, а у ихтиозавра он резко загибался вниз, а плавник (как это показывают превосходно сохранившиеся отпечатки) простирался над ним. Большинство ихтиозавров, по-видимому, питалось рыбой, но некоторые поедали также аммонитов — крупных моллюсков, сходных с современным корабликом.

К **Lepidosauria** (рис. 46) — первому подклассу диапсидных рептилий — относится основная предковая группа, отряд **Eosuchia**; это вымершие формы, более или менее сходные с ящерицами. Второй отряд, **Rhynchocephalia**, появился в начале мезозоя и дожил до наших дней, хотя никогда особенно не выделялся; в современной фауне он представлен гаттерией (*Sphenodon*). Это животное, внешне похожее на ящерицу, сохранилось в условиях относительной безопасности и изоляции на Новой Зеландии; некогда гаттерия была там широко распространена, а теперь встречается лишь на нескольких маленьких островах.

От древних форм, родственных гаттерии, произошел отряд **Squamata** (ящерицы, двуходки и змеи), достигший гораздо большего успеха. Четко выраженный отличительный признак этой группы — редукция скуловой и височной областей черепа, в результате чего сохраняется лишь одна височная дуга (большинство ящериц) или вообще ни одной (змеи; см. рис. 188). «Чешуйчатые гады» — не только самый процветающий, но и самый молодой из всех отрядов рептилий; даже ящерицы стали приобретать сколько-нибудь заметное положение только в конце мелового периода, а большая часть змей появилась не раньше кайнозоя. Ящерицы (подотряд **Lacertilia**) — широко распространенная группа, достигающая большого разнообразия в тропиках. Самые примечательные среди американских ящериц — игуаны и их родичи, такие, как воротничковая игуана, распространенная на Юго-Западе США и в Мексике, и маленькая жабовидная ящерица. В Старом Свете самые крупные ящерицы — это вараны (*Varanus*), один из видов которых, живущий в Юго-Восточной Азии, может достигать в длину 4 м. В конце мела родичи варанов — группа гигантских морских ящериц мозазавров — достигли временного успеха. Хамелеоны (настоящие)

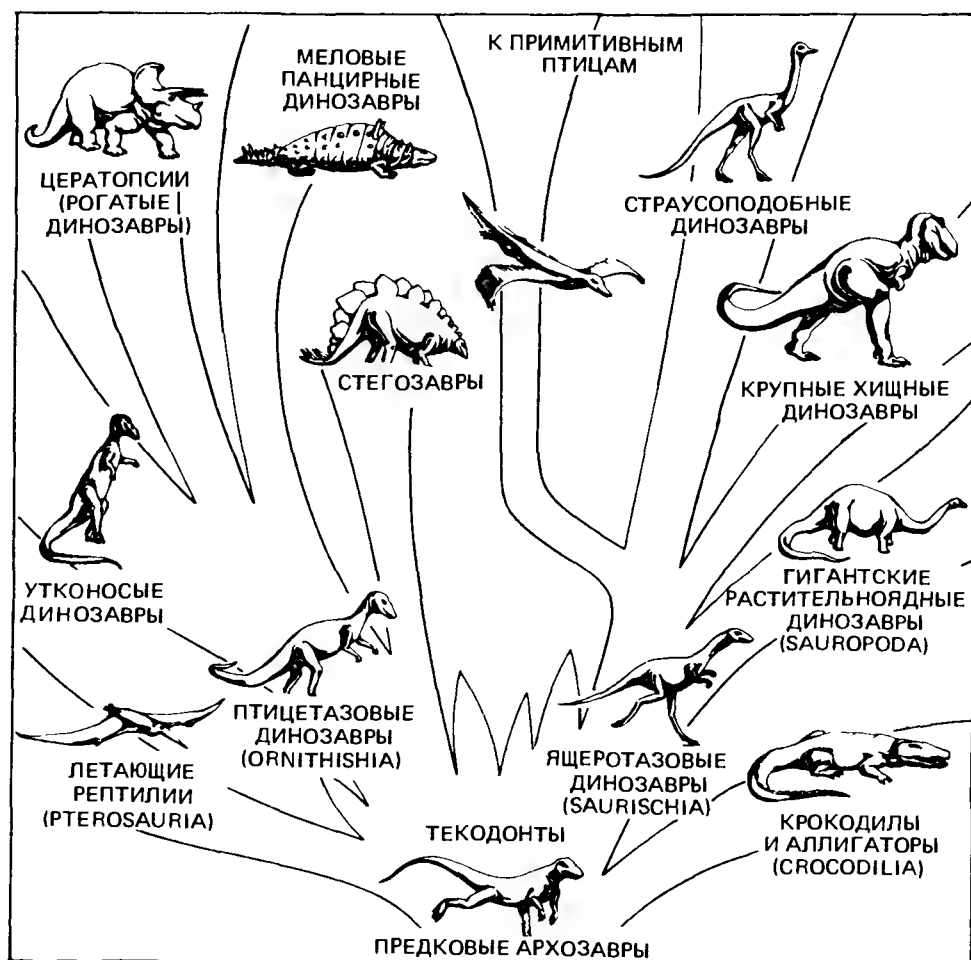


тропических областей Старого Света с их своеобразными хватательными конечностями и выбрасывающимся далеко вперед языком представляют собой специализированную боковую ветвь основного ствола ящериц. В нескольких линиях ящериц возникли роющие формы, у которых конечности редуцированы или отсутствуют вовсе; есть даже несколько семейств, целиком состоящих из безногих форм.

Одну такую группу, которую часто рассматривают как семейство в пределах ящериц, лучше выделить в самостоятельный подотряд **амфисбен**, или **двуходок** (*Amphisbaenia*), равноценный змеям или ящерицам. Это главным образом тропические безногие формы (за одним исключением — животного с короткими передними конечностями, но крупными кистями, и без задних конечностей); чешуя у них образует четко выраженные кольца, что придает им наибольшее сходство с дождевыми червями среди всех безногих форм.

От ящериц произошли змеи (подотряд **Serpentes**), сильно модифицировавшиеся в двух главных отношениях. Как у некоторых ящериц и двуходок, конечности змей полностью утрачены, а передвигаются они в большинстве случаев за счет волнообразного изгибания туловища и хвоста; собственно говоря, змея «плывет» по суше. Более важная особенность змеи состоит в том, что ее череп и челюстной аппарат подверглись изменениям, в результате которых рот стал более растяжимым, так что змея может заглатывать необычно крупную добычу целиком. Некоторые примитивные змеи ведут роющий образ жизни; возможно, что именно с таких форм началась эволюция змей, однако даже среди таких примитивных групп, как удавы и питоны (некоторые из них достигают огромных размеров), большинство живет теперь на земле. Преобладающее большинство змей образует группу, часто рассматриваемую как одно семейство, но, вероятно, лучше делить их на несколько семейств (к сожалению, разделение на семейства и их число вызывают разногласия); типичные представители этой группы — безобидные формы, обычные для умеренного пояса Северного полушария. Однако даже в этом семействе у многих тропических родов имеются ядовитые железы. Правда, их обладатели в общем мелкие и неопасные животные, и их ядовитые зубы, расположенные в глубине ротовой полости, не представляют серьезной угрозы для человека и для крупных животных. К двум другим семействам относятся главные ядовитые змеи с хорошо развитыми ядовитыми зубами и разнообразными сильно действующими ядами, парализующими нервную систему и вызывающими разрушение тканей. К одному из этих семейств принадлежат главным образом змеи Старого Света, в том числе кобры и их родичи, например аспиды, и выделенные в особое подсемейство ядовитые морские змеи, обитающие в Индийском и Тихом океанах. К другому семейству относятся гадюки, ядовитые зубы которых способны выдвигаться вперед; это — обыкновенная гадюка и другие гадюки Старого Света, ямкоголовые змеи, обитающие главным образом в Америке, в том числе гремучие змеи, мокассиновые змеи и водяные щитомордники.

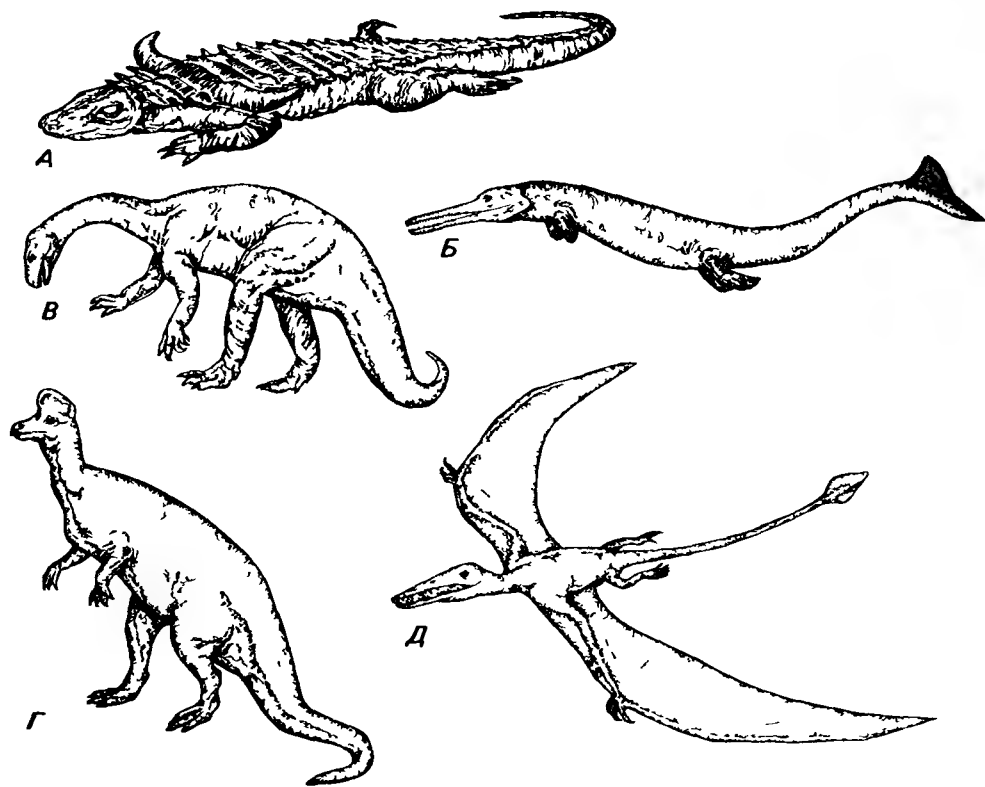
Большой подкласс **Archosauria** (рис. 47 и 48) — чрезвычайно важная группа рептилий, в черепе которых, так же как у гаттерии, было две височные дуги. В настоящее время она представлена только в виде довольно абберрантной группы крокодилов и аллигаторов, однако большая часть рептилий, господствовавших на суше в мезозое, принадлежала к архозаврам, которые, кроме того, были предками птиц.



Упрощенное родословное древо архозавров (По *Romer, The Vertebrate Story*, Univ. of Chicago Press)

Исходной группой архозавров были хищные рептилии, относящиеся к отряду **Thecodontia** и жившие в триасе. Некоторые ранние текодонты передвигались на четырех ногах; однако удлиненные задние конечности, измененное строение бедра и другие признаки позволяют считать, что среди них были формы, адаптировавшиеся к хождению на двух ногах. Были и такие текодонты, которые приобрели панцирь, или же такие, развитие которых протекало в параллель с поздними крокодилами. От этих скромных истоков произошли динозавры. Неспециалисты обычно считают динозавров некой единой группой гигантских рептилий. Такое представление далеко от истины уже по одному тому, что, хотя многие динозавры имели крупные размеры, некоторые из них были маленькими (один был не больше петуха). Кроме того, существовали две главные группы динозавров, которые, возможно, не были связаны близким родством, хотя и происходили обе от текодонтных предков.

В одной группе — **Saurischia**, или ящеротазовые динозавры, — значительную долю среди известных форм составляли двуногие хищники (подотряд **Theropoda**). Некоторые сравнительно мелкие и более примитивные из этих двуногих едва отличимы от своих текодонтных предков. Другие достигали гигантских раз-



Архозавры — самые разнообразные и «импозантные» из рептилий. А. *Desmatosuchus* — бронированный и довольно атипичный представитель Thecodontia. Б. *Geosaurus* — вымерший морской представитель Crocodylia. В. *Plateosaurus* — один из ранних динозавров из отряда Saurischia. Г. *Corythosaurus* — «утконосый» динозавр отряда Ornithischia. Д. *Rhamphorhynchus* — летающая рептилия, представитель Pterosauria (А — по Breed; Б — по Fenton, Fenton; В — по Colbert; Г и Д — по Špinar, Burian.)

меров; самым громоздким из когда-либо существовавших на земле плотоядных был *Tyrannosaurus*. Крупную боковую ветвь динозавров образуют амфибиотические зауроподы и их предки (подотряд **Sauropodomorpha**), которые перешли к питанию растительной пищей и передвижению не на двух, а на четырех ногах; к ним относятся такие гиганты, как *Apatosaurus* и *Diplodocus*. Эти огромные рептилии, вероятно, проводили большую часть своей жизни в лагунах, изобиловавших мягкой растительностью. Их вес (одна из них, согласно оценкам, весила свыше 45 т) был так велик, что трудно представить себе, как конечности динозавров при всей своей массивности могли эффективно поддерживать их на суше, однако вопрос этот остается открытым; тем не менее некоторые современные исследователи считают, что эти рептилии вели целиком наземный образ жизни. У членов обоих подотрядов строение тазового пояса было типичным для рептилий — признак, по которому получил свое название весь отряд.

Другой большой группой был отряд **Ornithischia**, или птицетазовые динозавры, тазовый пояс которых был сходен с тазовым поясом птиц (ни по каким другим признакам сходства с птицами не обнаруживалось). Подобно по крайней мере некоторым из своих ящеротазовых родичей, примитивные представители этой группы передвигались на двух ногах (подотряд **Ornithopoda**), однако

в отличие от другой группы динозавров, все птицетазовые были растительноядными. Из двуногих представителей этой группы лучше всех известны утконосые динозавры (гадрозавры), которые были очень многочисленны на закате эры рептилий. Большинство птицетазовых вернулись к хождению на четырех ногах. К этому отряду принадлежали четвероногие трех разных типов, причем все они были так или иначе защищены от нападений современных им хищников. Их представители знакомы нам по таким музейным экспонатам, как *Stegosaurus* (подотряд *Stegosauria*), позвоночник которого украшен причудливыми треугольными пластинами и защитными шипами; *Ankylosaurus* (подотряд *Ankylosauria*) — невысокие уплощенные формы, спина и хвост которых покрыты тяжелой броней; рогатые динозавры (подотряд *Ceratopsia*), такие, как *Triceratops*, нередко с тремя рогами и мощным костным «воротником», защищавшим шею. Все рогатые динозавры найдены в верхнем мелу, и в некотором смысле можно считать, что они в большей мере «носороги», чем настоящие носороги.

Динозавры процветали в юре и мелу и даже в самом конце мелового периода достигали значительной численности и разнообразия. Затем за очень короткий (в геологических масштабах) период времени они полностью вымерли. Причины столь внезапного окончания эры рептилий далеко не ясны. Возможно, что основной причиной послужили геологические события. На меловой период пришлось активные процессы горообразования, когда на месте прежней равнины начали формироваться такие высокие хребты, как Скалистые горы. Многие низменные болотистые места и лагуны, где динозавры паслись на пышной растительности, исчезли. Климатические условия коренным образом изменились, и господствующее положение заняли новые виды растений, которые не годились в пищу растительноядным динозаврам. Поскольку численность растительноядных динозавров начала сокращаться, они в конце концов исчезли; вслед за ними вымерли их плотоядные родичи, которые на них охотились. Существует, однако, много других теорий, в том числе различные астрономические теории, привлекающие в настоящее время большое внимание.

Еще одну группу вымерших архозавров составляли крылатые рептилии отряда *Pterosauria*. Четвертый палец передних конечностей был у них сильно удлиннен, и к нему прикреплялась широкая летательная перепонка, примерно так, как у летучих мышей. Управлять таким крылом было, по всей вероятности, трудно, и полет почти наверное сводился главным образом к парению, а не к продвижению вперед в результате активных взмахов крыльями. Кроме того, поскольку ни один из других пальцев не доходил до летательной перепонки, с тем чтобы укрепить ее, опасность губительных разрывов перепонки, вероятно, была очень велика. Задние конечности птерозавров в противоположность ногам птиц были развиты слабо; трудно представить себе, как эти животные могли стоять на них, уже не говоря о разбеге перед взлетом, который был бы необходим любой птице такого размера. Быть может, они подвешивались к разным опорам подобно летучим мышам, хотя недавние исследования заставляют сомневаться в этом. Трудно представить себе, за что мог бы надежно уцепиться птерозавр с размахом крыльев до 16 м (оценка, принятая для одной формы из мела). В общем и целом нетрудно понять, почему птерозавры вымерли после появления более приспособленных к полету форм, т. е. птиц. Однако это вымирание не было быстрым: птерозавры существовали, и притом успешно, в течение примерно 100 млн. лет!

Единственные дожившие до наших дней представители архозавров — это аллигаторы и крокодилы, составляющие отряд *Crocodylia*. Хотя по многим структурным признакам крокодилы сходны с двуногими динозаврами, они, подобно многим своим родичам из числа динозавров, перемещаются на четырех ногах и, кроме того, ведут земноводный образ жизни. Филогенетически крокодилы далеко отошли от основателей родословного древа рептилий, их анатомические признаки вряд ли можно считать характерными для рептилий в целом, и, как следовало ожидать, у них много общих черт с птицами, предками которых были архозавры, родственные крокодилам.

Ныне живущие рептилии, и в том числе крокодилы, — «холоднокровные» животные, температура тела которых варьирует в большем или меньшем соответствии с температурой окружающей среды. Долгое время считалось, что вымершие рептилии, в том числе динозавры, также были холоднокровными. Однако сравнительно недавно против этой точки зрения были высказаны возражения, некоторые исследователи утверждают, что все динозавры и птерозавры, а также некоторые текодонты были теплокровными, т. е. гомойотермными и эндотермными, подобно птицам и млекопитающим. Ни одну из многих групп доказательств нельзя признать решающей, так что спор продолжается, многие ученые заняли теперь промежуточную позицию и считают, что одни динозавры были теплокровными, а другие нет. Во всяком случае уже одни размеры указывают на то, что в глубинных участках тела огромного динозавра температура должна была изменяться медленно. Как ни странно, птерозавры обсуждаются в этом отношении реже, хотя данных в пользу наличия у них терморегуляции во всяком случае не меньше, чем для любого из динозавров.

## ПТИЦЫ

Птиц принято выделять в особый класс *Aves*, но во многом они отошли от общего ствола рептилий не больше, чем их предки — некоторые из архозавров. Среди архозавров, как уже говорилось, была одна группа летающих форм — птерозавры. Однако предками птиц были не птерозавры, а летающие архозавры другого типа, которые вместо перепонки использовали для полета измененные передние конечности — крылья, покрытые перьями (диагностический признак класса птиц). В некоторых отношениях, особенно по адаптациям, связанным с двуногостью, птицы сходны со своими родичами среди динозавров, но почти каждый специфический признак птиц представляет собой адаптацию к полету. Высокая и постоянная температура тела и более совершенная система кровообращения связаны с необходимостью поддерживать высокую интенсивность обмена, способную обеспечить длительный полет. Уменьшение веса тела различными способами (главным образом за счет развития воздушных мешков и пневматизации костей) также связано с полетом, равно как и модификации в головном мозге и органах чувств. В процессе эволюции птицы давным-давно «открыли» законы аэродинамики, которые человеку пришлось постигать ценой долгих научных исследований и горького опыта, птицы — великие «знатоки» во всем, что касается строения крыла и использования ветра и воздушных течений для того, чтобы выиграть в расстоянии или высоте. В общем у птиц с активным машущим полетом крылья относительно короткие и широкие, у птиц с парящим или планирующим полетом поверхность крыльев

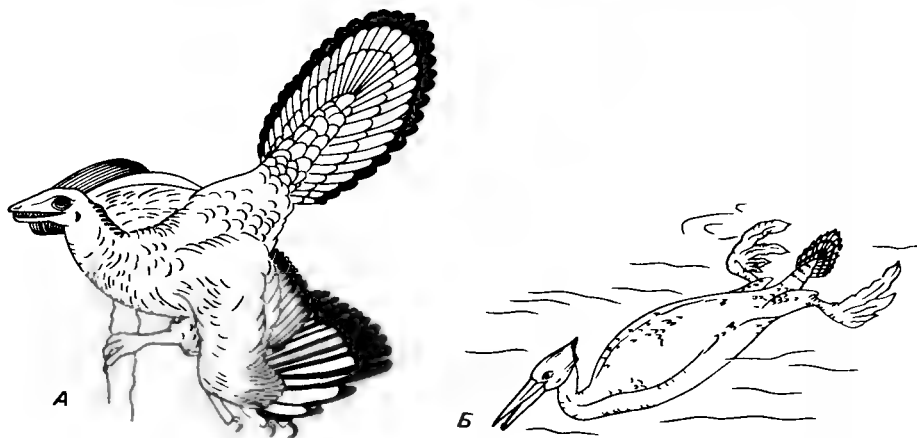
обычно больше, а длина в большинстве случаев очень велика. Летающие птицы (в отличие от бегающих по земле, подобно страусам) редко бывают крупными. Для того чтобы птица могла летать, площадь крыльев должна возрасти в общем пропорционально массе тела, а при слишком крупных размерах потребовался бы такой большой размах крыльев, что ими стало бы трудно манипулировать.

Все птицы, за исключением примитивных мезозойских форм, утратили зубы, и функцию сбора пищи выполняет клюв. Строение клюва отличается большим разнообразием — от массивного клюва попугая до эффективного долбящего клюва дятла. По-видимому, примитивные птицы питались какой-то сравнительно мягкой пищей, поэтому потребность в зубах у них отпала. Однако многие современные птицы питаются семенами. Для такой пищи млекопитающим нужны сильно развитые перетирающие зубы; у птиц же функцию перетирания пищи выполняет мускульный желудок, выстланный изнутри роговой кутикулой и содержащий мелкие камешки. Мускульный желудок имеется также у крокодилов; вполне возможно, что такой желудок — признак, общий для всех архозавров.

Птицы представляют собой класс позвоночных, который во многом находится на такой же высокой ступени развития, как и млекопитающие, но (даже не касаясь различий, связанных с перемещением по суше и по воздуху) организованы совершенно иначе. Птицы, конечно, поддаются обучению, однако в целом они, по-видимому, относительно гораздо менее способны к научению за счет индивидуального опыта, чем млекопитающие. Зато они способны к врожденным типам поведения такой сложности, которая неизвестна у млекопитающих. Многие из этих типов поведения, связанные, например, со взаимоотношениями в сообществах, брачными церемониями, гнездостроением и выращиванием птенцов, знакомы каждому любителю птиц. «Познания» птиц в географии поистине замечательны. Их навигационные способности очень велики: например, молодые особи золотистой ржанки успешно мигрируют из арктической тундры в область Чако в Южной Америке, не сопровождаемые более старыми особями; они преодолевают сложный путь почти в 10 000 км, большая часть которого проходит над открытым океаном. Явление это кажется чем-то почти сверхъестественным.

По счастливой случайности в палеонтологической летописи сохранились пять скелетов предка птиц *Archaeopteryx* — единственного представителя подкласса *Archaeornithes* из верхнеюрских отложений (рис. 49, А). У этой птицы еще имелись зубы, а также вооруженные когтями пальцы на крыльях и длинный рептильный хвост; в строении скелета археоптерикса так равномерно представлены признаки архозавров и современных птиц, что его положение в системе оставалось бы неясным, если бы вместе со скелетом не сохранились отпечатки перьев. Сравнение археоптерикса с различными вымершими архозаврами позволяет считать, что он, как и птицы вообще, происходит от мелких тероподных динозавров, однако (как обычно) по этому вопросу существуют разногласия, и некоторые палеонтологи считают предками птиц текодонтов, птицетазовых динозавров и даже древних крокодилов.

Остатки птиц редко попадают в палеонтологическую летопись главным образом из-за хрупкости их скелета. Тем не менее имеются данные, что до окончания мелового периода возникли формы, вполне современные почти по всем своим структурным признакам. Известно также несколько промежуточных форм — промежуточных в том смысле, что у них имелись зубы. Это *Hesperornis* (рис. 49,

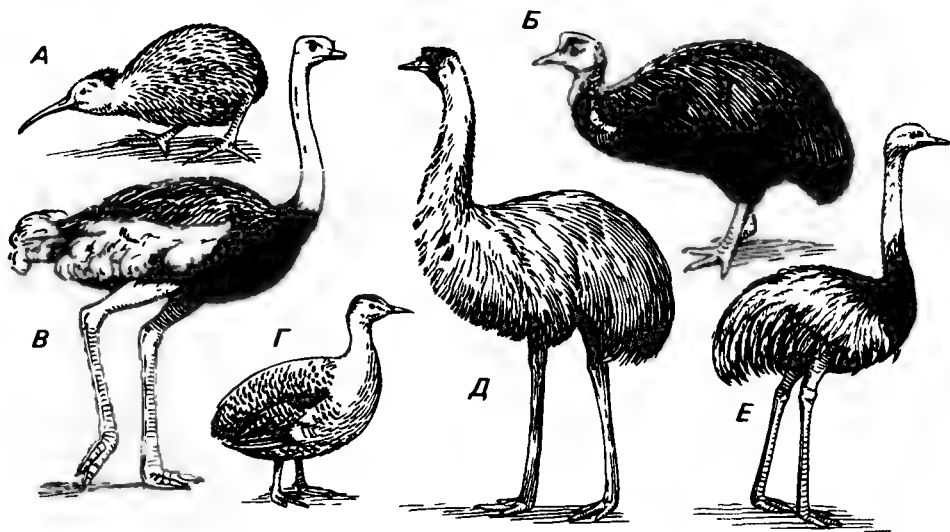


Примитивные птицы. А. Археоптерикс (*Archaeopteryx*) — самая ранняя среди известных птиц и единственный представитель *Archaeornithes* — имел зубы, когти на «руках», длинный костный хвост и другие рептилийные признаки; в сущности, если бы не сохранившиеся при скелете отпечатки перьев, его приняли бы за небольшого ящеротазового динозавра. Б. Гесперорнис (*Hesperornis*) — представитель группы *Odontognathae*, у которого в качестве примитивной черты сохранились зубы, но крылья были почти полностью утрачены; это была высокоспециализированная водоплавающая форма, похожая на гагару, но неспособная летать. (А — по Heilmann; Б — по Fenton, Fenton.)

Б) и родственные ему формы — чрезвычайно специализированные нелетающие животные, питавшиеся рыбой, которые вместе с несколькими другими летающими формами, такими, как *Ichthyornis*, родственные связи которых сомнительны, составляют надотряд *Odontognathae*. Поскольку считается, что они ближе к ныне живущим птицам, чем к археоптериксу, всех птиц, за исключением последнего, помещают в один подкласс — *Neornithes*.

Хотя систематики делят птиц на довольно большое число отрядов, структурные различия между этими отрядами в большинстве случаев невелики. Имеется, однако, одно частичное исключение: принято считать, что существует различие между двумя современными группами, представляющими примитивную и продвинутую стадию в эволюции птиц. Формально эти две группы разграничивают на основе различий в строении нёба и верхней челюсти (которых мы здесь касаться не будем), породивших названия надотрядов: *Palaeognathae* и *Neognathae*. Большая часть птиц, хорошо знакомых читателю, и, в сущности, большинство всех современных птиц принадлежит ко второму надотряду. К *Palaeognathae* (рис. 50) относятся африканский страус и другие формы, обычно объединяемые под названием бескилевых (*Ratitae*), отражающим редукцию киля грудины, типичного для нелетающих птиц, австралийские казуары и эму, нанду, живущие в южноамериканских пампасах, вымершие моа и маленькие киви Новой Зеландии, а также гигантские вымершие птицы Мадагаскара.

У большинства палеогнатных птиц крылья развиты слабо, и они неспособны летать; на этом основании считалось, что они представляют примитивную ступень эволюции, на которой птицы еще не были способны к полету. Но, как показывает изучение анатомии, это не так; по всей вероятности, бескилевые — потомки летающих форм, вторично перешедшие к передвижению по земле. Большая их часть обитает на островах, где мало наземных хищников, или же на континентах (Авст-

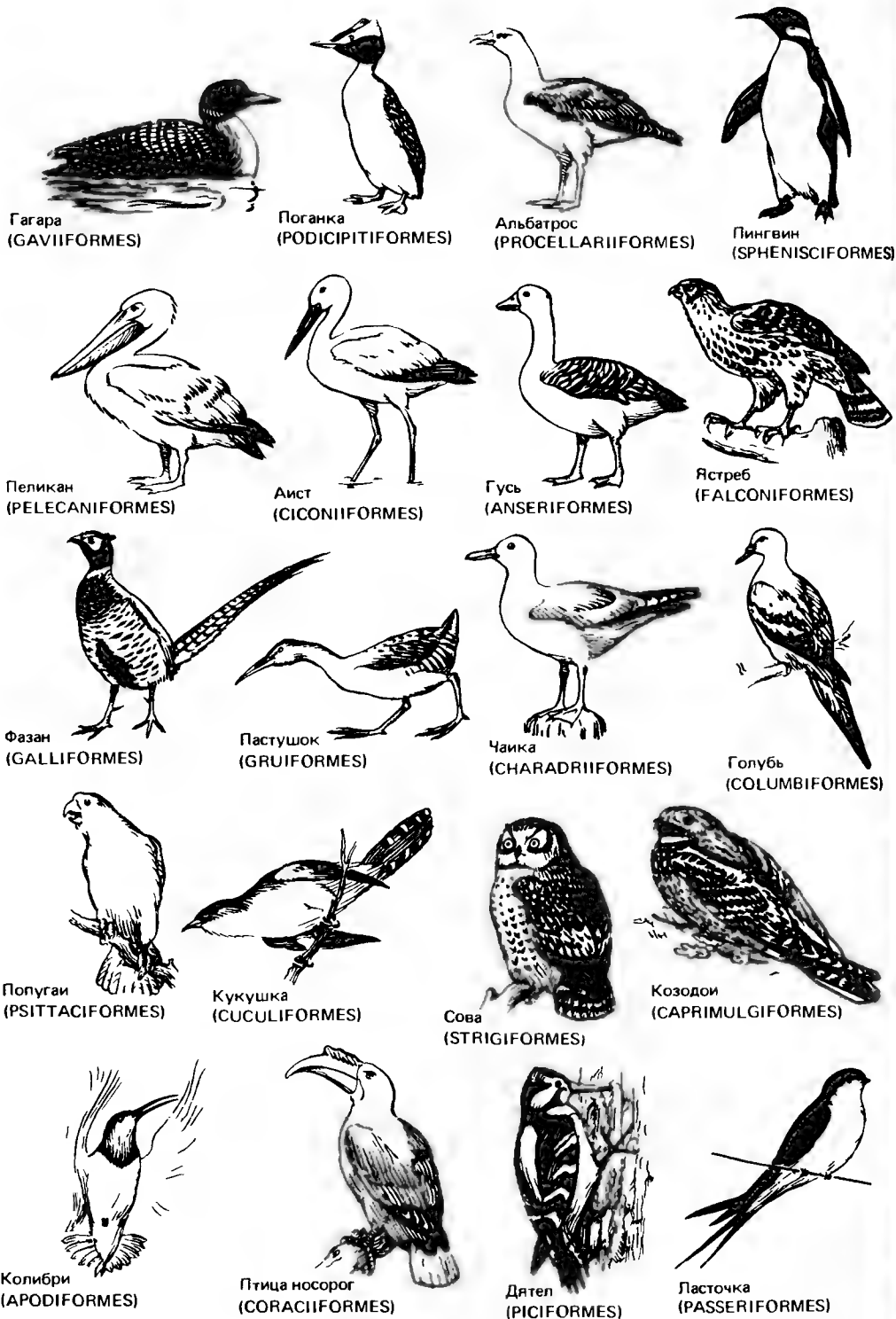


Представители Palaeognathae, в том числе Ratitae. А. Новозеландский киви (*Apteryx*). Б. Австралийский казуар. В. Африканский страус. Г. Южноамериканский тинаму. Д. Австралийский эму. Е. Южноамериканский нанду.

ралия, Южная Америка), где, как свидетельствует палеонтологическая летопись, в период, когда протекала эволюция бескилевых, хищников также было мало. В отсутствие наземных хищников способность к полету практически теряет смысл. Южноамериканские тинаму умеют летать (хотя они и неуклюжие летуны), но тем не менее нёбо у них «старомодного» типа; они, возможно, являются предковой группой, от которой произошли бескилевые. Вполне вероятно, что различные группы бескилевых не связаны друг с другом тесным родством; быть может, Palaeognathae нельзя считать естественной группой.

Помимо бескилевых большая часть птиц, как уже говорилось, довольно единообразна по основным анатомическим признакам; различия между отрядами птиц не больше тех, по которым у млекопитающих разграничивают группы более низкого ранга, например семейства. Для исследователей, изучающих образ жизни, пение и перьевой покров, птицы представляют чрезвычайно интересный объект: что же касается анатомического строения и функций, то здесь увлекательного материала меньше. Поэтому об остальных группах птиц будет сказано лишь несколько слов. На рис. 51 даны беглые наброски представителей главных отрядов птиц, не относящихся к бескилевым; они размещены в той последовательности, в какой их обычно располагают во многих пособиях и учебниках. Большая часть всех птиц, в том числе певчие, относятся к последнему отряду — **Passeriformes**, или воробьиных. Все эти птицы, стоящие на высокой ступени эволюционного развития, имеют относительно небольшие размеры: вороны и вóроны — самые крупные представители этого отряда. Несколько отрядов водных и морских птиц принято помещать в начале перечня, хотя данных об их примитивности в сущности очень мало. Особый интерес представляют пингвины, обитающие в Южном полушарии; хотя они и не летают, у них имеются мощные крылья, преобразованные в ласты. В отношении пингвинов, как и в отношении бескилевых, высказывалось мнение, что их неспособность к полету — это примитивный признак. Более





Типичные представители основных отрядов птиц, более высокоразвитых, чем Ratitae, с указанием их популярных названий и названий отрядов

вероятно, однако, что пингвины произошли от летающих морских птиц, возможно от буревестников, которые также использовали крылья при плавании<sup>1</sup>

## МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

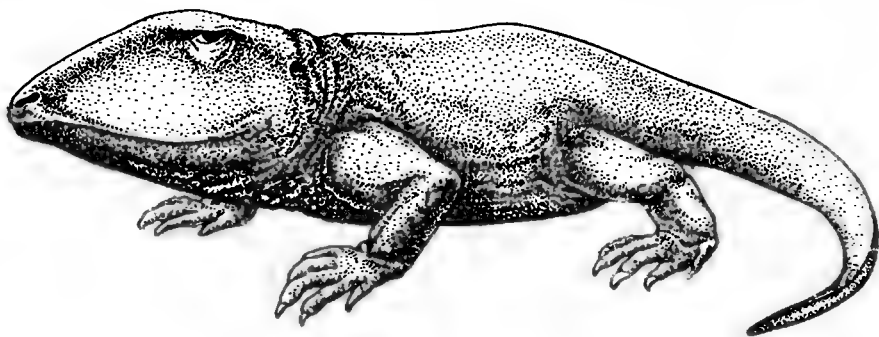
**ЗВЕРОПОДОБНЫЕ РЕПТИЛИИ** (рис. 52). Млекопитающие произошли от рептилий; однако, как показывают палеонтологические данные, линия, ведущая к млекопитающим, — подкласс **Synapsida** — дивергировала от родословного древа рептилий у самого его основания. Поэтому родственные связи между млекопитающими и современными отрядами рептилий весьма далеки.

Самыми древними рептильными предками млекопитающих были представители отряда **Pelycosauria** (рис. 52, А) — группы, появившиеся в карбоне и достигшей расцвета в ранней перми. По большинству признаков эти рептилии были чрезвычайно примитивны, но, как показывают некоторые особенности в строении их черепа (наличие единственного отверстия в височной области, расположенного довольно низко), они представляют первую стадию эволюции по направлению к млекопитающим. У многих пеликозавров, таких, как *Dimetrodon*, остистые отростки позвонков были сильно вытянуты и поддерживали большой «парус». В конце перми и в начале триаса их сменили **Therapsida** — прогрессивные формы, сходные с млекопитающими и бывшие в то время одними из наиболее часто встречающихся животных (рис. 52, Б). Типичные терапсиды были плотоядными животными, активно перемещавшимися на четырех ногах; у них, так же как у их потомков — млекопитающих (и независимо — у многих архозавров), локоть и колено приближены к боковой поверхности туловища, что создает более надежную опору и повышает скорость передвижения; в отличие от этого у низших наземных позвоночных проксимальные сегменты конечностей направлены в стороны почти перпендикулярно к туловищу. Продвинутые триасовые представители этой группы по многим признакам черепа, нижней челюсти, зубов и конечностей очень близки к млекопитающим. Другие терапсиды были в течение некоторого времени весьма процветающими растительноядными.

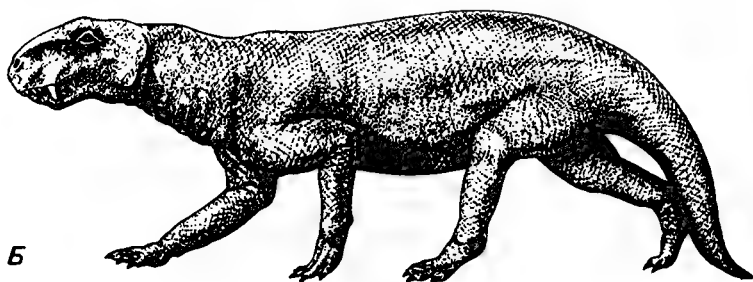
Эволюция звероподобных рептилий была главным событием в начале эволюционного пути пресмыкающихся. Однако в триасе выдвинулись и другие группы рептилий, и в особенности динозавры. Большинство терапсид, по-видимому, не могли успешно конкурировать с динозаврами и поэтому быстро сошли со сцены. Однако мелкие терапсиды выжили, и от них произошли самые первые млекопитающие, скудные остатки которых обнаруживаются в мезозойских отложениях, начиная с конца триаса и позднее. Оставаясь современниками династий динозавров на протяжении десятков миллионов лет, мелкие мезозойские предки млекопитающих, очевидно, не играли в то время существенной роли в жизни на Земле.

Интеллектуальные способности вполне естественно рассматривать как критерий прогресса, достигнутого млекопитающими. С этими способностями, возможно, коррелирует не только развитие эффективного локомоторного аппарата, характерного для млекопитающих, но также (как и у птиц) более совершенной системы кровообращения и постоянной температуры тела (с которой связано развитие

<sup>1</sup> Для любителей художественной литературы отметим, что пингвины, о которых писал Анатолий Франс, это бескрылые гагарки — птицы Северного полушария, сменившие, подобно пингвинам, полет на плавание



А

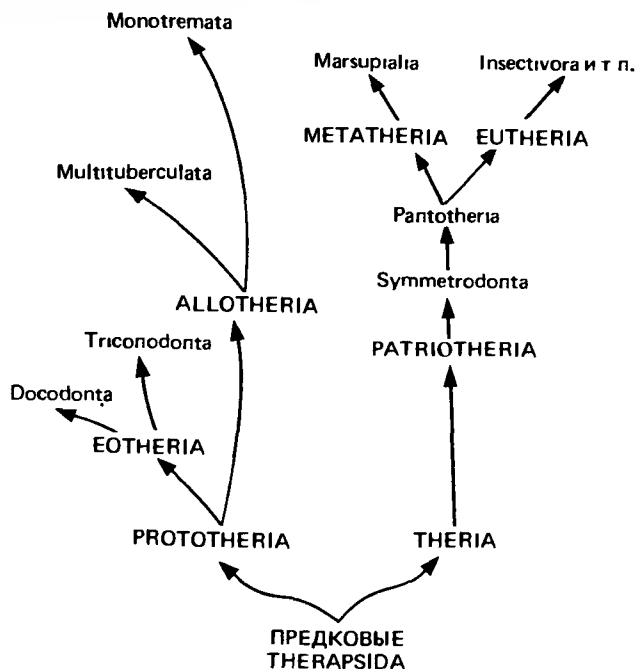


Б

Синапсидные рептилии. А. Прimitивный пеликозавр *Ophiacodon* из нижней перми Техаса. Б. *Lusaenops* из терапсид; верхняя пермь Южной Африки. Обратите внимание на выступающие наружу клыки *Lusaenops* и на позу, придающую ему большое сходство с млекопитающими. Если бы вместо чешуи он был покрыт шерстью, то его можно было бы принять за млекопитающее, чего нельзя сказать об *Ophiacodon*. (Б — по Colbert.)

шерстного покрова). По предприимчивости и изобретательности даже самое глупое среди млекопитающих — интеллектуальный гигант в сравнении с любой рептилией. Рождение живых детенышей всеми формами, за исключением самых примитивных, выкармливание детенышей и связанные с этим забота о них и их обучение — таковы введенные млекопитающими новшества, результатом которых были удлинение периода индивидуального развития и выработка тонких нервных и других механизмов, предшествующая переходу потомков к самостоятельной жизни. Большая часть этих прогрессивных признаков возникла за тот долгий период в истории млекопитающих, когда на земле господствовали динозавры. Для того чтобы выжить, была необходима быстрота реакции, и млекопитающие должны были благодарны динозаврам, которые невольно обеспечили им конечный успех.

Типичная черта млекопитающих, на которую указывает само их название, — наличие у них млечных желез, делающих возможным выкармливание детенышей материнским молоком. Другие признаки, присущие всем ныне живущим формам, — шерстный покров и мышечная диафрагма. Однако все это — признаки, если можно так выразиться, «мягкие», т. е. они не сохраняются в палеонтологической летописи. Еще один признак, который, по-видимому, может быть использован в качестве диагностического, это характер сочленения нижней челюсти с черепом. У рептилий (и у других форм, стоящих ниже млекопитающих) сочленение образуется между квадратной и сочленовной костями — двумя частями исходного висцерального скелета, однако у млекопитающих они превращаются в



Родословное древо, демонстрирующее эволюцию и родственные связи примитивных групп млекопитающих. Многие из этих форм описаны лишь по неполным экземплярам и другого рода недостаточным данным, поэтому схема не снабжена рисунками

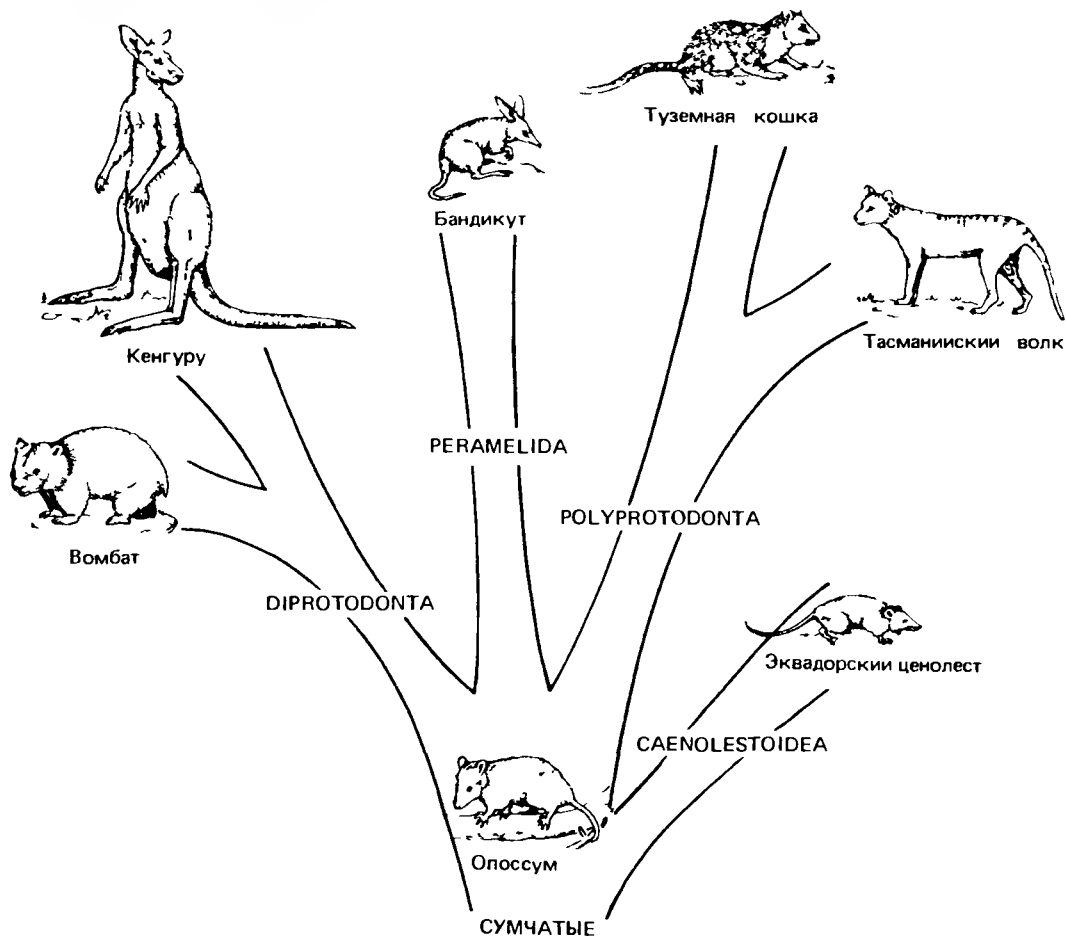
слуховые косточки, а сочленение образуют две покровные кости — чешуйчатая и зубная. К сожалению, известны и промежуточные состояния (к сожалению, лишь постольку, поскольку это препятствует построению простой и красивой системы; о наличии же полных палеонтологических данных сожалеть, конечно, никак нельзя!), но тем не менее этот признак все еще очень широко используется как критерий для проведения границы между млекопитающими и их терапсидными предками.

Мезозойские млекопитающие весьма многочисленны (рис. 53), однако почти все они представлены очень неполным материалом, во многих случаях лишь отдельными зубами. Их классификация издавна служит предметом споров, которые продолжаются до сих пор. В этой книге мы придерживаемся системы, по которой все млекопитающие делятся на две линии. В одну из них, в подкласс первозвери, или **Prototheria** (следует предупредить, что этот термин часто употребляют в гораздо более ограниченном смысле), входят формы, у которых большую часть боковой стенки черепной коробки образует околоушная, а не крылоклиновидная кость, как у зверей, или **Theria** (см. т. 1, с. 292—296). Три из четырех отрядов (**Multituberculata**, **Triconodonta** и **Docodonta**) вымерли; представители только первого из них, довольно похожие на грызунов, пережили мезозой, но даже они вымерли в начале третичного периода. Триконодонты и докодонты изучены слабо; это небольшие животные, несколько сходные с насекомоядными, — мелкие, длинномордые, довольно несимпатичные хищники. Первозверей можно разделить на два инфракласса, но, вероятно, делать этого не стоит, так как данные об их родственных взаимоотношениях очень скудны. Вопрос о том, образуют ли **Prototheria** и **Eutheria** единую «естественную» группу, остается спорным. Долгое время считалось, что это так, однако затем взгляды постепенно изменились; согласно новым представлениям, млекопитающие независимо возникали от терапсид несколько раз. В настоящее же время все большее число исследователей, по-видимому, возвращается к первоначальной точке зрения.

**ОДНОПРОХОДНЫЕ.** Однопроходные (отряд **Monotremata**) — единственные дожившие до наших дней первозвери, и очень сильно отличающиеся от всех других ныне существующих млекопитающих. Они представлены только утконосом и ехиднами, обитающими в Австралийском регионе. Эти очень своеобразные животные обладают многими диагностическими признаками млекопитающих, но сохраняют примитивные черты: единственные среди млекопитающих они, как и их рептильные предки, все еще откладывают яйца, одетые скорлупой, и у них имеется клоака. Утконос — полуводное, покрытое мехом животное с перепончатыми лапами; он добывает себе пищу, в основном состоящую из брюхоногих и двустворчатых моллюсков, в воде. Ехидна, которую защищают от врагов покрывающие ее тело иглы, питается термитами; сильные лапы, снабженные когтями, наделяют ехидну феноменальными способностями к рытью. И утконос, и ехидна устраивают в норах гнезда, где выкармливают вылупившихся из яиц детенышей. Оба животных настолько сильно специализированы во многих отношениях, что сами по себе они не могут рассматриваться как предковые типы. Они смогли выжить в Австралии, вероятно, потому, что эта область относительно хорошо изолирована. К сожалению, мы ничего не знаем об их истории. Большая часть сведений о родственных связях между вымершими млекопитающими основана на диагностических признаках, относящихся к коренным зубам (см. гл. 11). Однопроходные же, к сожалению, во взрослом состоянии лишены зубов, вместо которых у них имеется роговой клюв — плоский, похожий на утиный у утконоса и тонкий у ехидны. Походили ли другие первозвери на однопроходных по строению мягких частей тела — неизвестно, однако недавно было высказано предположение, что *Multituberculata*, судя по строению их таза, могли бы рождать очень маленьких детенышей (как у сумчатых), но не могли откладывать яйца такого типа, какой характерен для амниот.

**ПРИМИТИВНЫЕ THERIA И MARSUPIALIA.** Все типичные современные млекопитающие принадлежат к другому подклассу — **Theria** (рис. 53). Помимо большой крылоклиновидной кости, образующей боковую стенку черепной коробки, для них характерно наличие коренных зубов, вначале треугольных, а затем все более усложняющихся (подробности см. в гл. 11). В подклассе **Theria** различают три инфракласса. Первый из них **Patriotheria** состоит из двух отрядов — **Symmetrodonta** и **Pantotheria** — мелких, ничем не примечательных мезозойских форм, питавшихся насекомыми. Они различаются по характеру зубов, и возможно, что первые были предками вторых. По-видимому, когда-то в мелу от **Pantotheria** возникли две группы высших млекопитающих — инфраклассы **Metatheria** и **Eutheria**.

Сумчатые млекопитающие (**Marsupialia**), относящиеся к инфраклассу **Metatheria** (рис. 54), названы так потому, что на брюхе у самки имеется сумка, в которой она донашивает и выкармливает детенышей, поскольку детеныши рождаются очень маленькими и недоразвитыми. Типичный представитель сумчатых — обыкновенный опоссум — во многих отношениях представляет собой примитивное млекопитающее. В большинстве областей земного шара сумчатые не смогли успешно конкурировать с более прогрессивными млекопитающими, и даже выносившему опоссуму удалось выжить лишь в Северной и Южной Америке. Южная Америка послужила убежищем для многих сумчатых в третичный период, когда этот континент в течение долгого времени был изолирован. Здесь возникли разнообразные сумчатые, главным образом хищные, принадлежавшие к отрядам **Polyp-**



Родословное древо, отражающее эволюцию и родственные связи сумчатых. Опоссум и ценолест — южноамериканские формы, все остальные животные — обитатели Австралии, где эта группа достигла необычайного разнообразия.

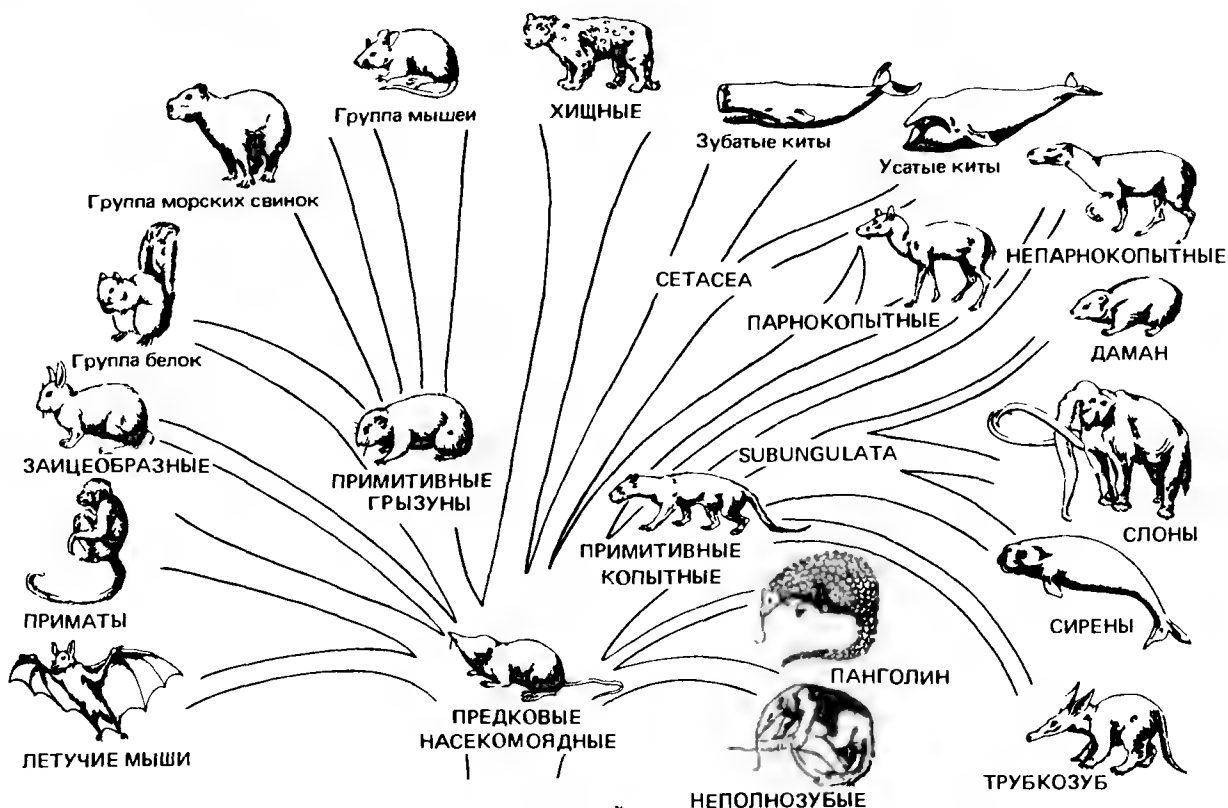
**todonta** (или *Marsupicarnivora*) и **Caenolestoidea**, которые почти полностью вымерли, когда восстановился Панамский перешеек и множество более высокоразвитых млекопитающих заселило континент. Единственный континент, где сумчатые достигли расцвета — это Австралия. Как показывают геологические данные, Австралия отделилась от остальной суши в меловом периоде и с тех пор остается изолированной. По-видимому, к моменту отделения ни одно плацентарное млекопитающее не успело проникнуть в Австралию, и лишь немногим удалось добраться до нее впоследствии (совершенно очевидно, что рукокрылым и китам это было нетрудно; сумели проникнуть в Австралию также крысы). Здесь сумчатые практически не имели противников; они свободно радиировали и достигли такого разнообразия, что заполнили почти все экологические ниши, которые плацентарные млекопитающие занимают в других областях. Почти непосредственно от древних похожих на опоссума полипротодонтных предков произошли такие сумчатые хищники, как местные «кошки», тасманийский дьявол, сумчатый волк, сумчатые муравьеды и даже сумчатые кроты. Другая ветвь австралийских сумчатых (отряд **Diprotodonta**) отличается сильным развитием двух средних резцов, имеющих долотообразную форму; представители этой группы аналогичны плацентарным гры-

зунам. Среди Diprotodonta встречаются разнообразные формы, похожие на белок, и даже сумчатая «летяга». Вомбат аналогичен лесному североамериканскому сурку; к этой же группе принадлежит австралийский «медведь» — коала, питающийся листьями эвкалипта. Правда, среди сумчатых нет форм, аналогичных плацентарным копытным — лошадям, быкам, антилопам. Но их место в природе занимают кенгуру — быстро передвигающиеся травоядные обитатели равнин. Промежуточное положение между полипротодонтами и дипротодонтами занимают австралийские бандикуты (отряд *Peramelida*). Иногда всех сумчатых объединяют в один отряд Marsupialia, а группы, названные здесь отрядами, рассматривают как подотряды; однако они, как нам кажется, достаточно сильно отличаются друг от друга, чтобы их можно было считать самостоятельными отрядами.

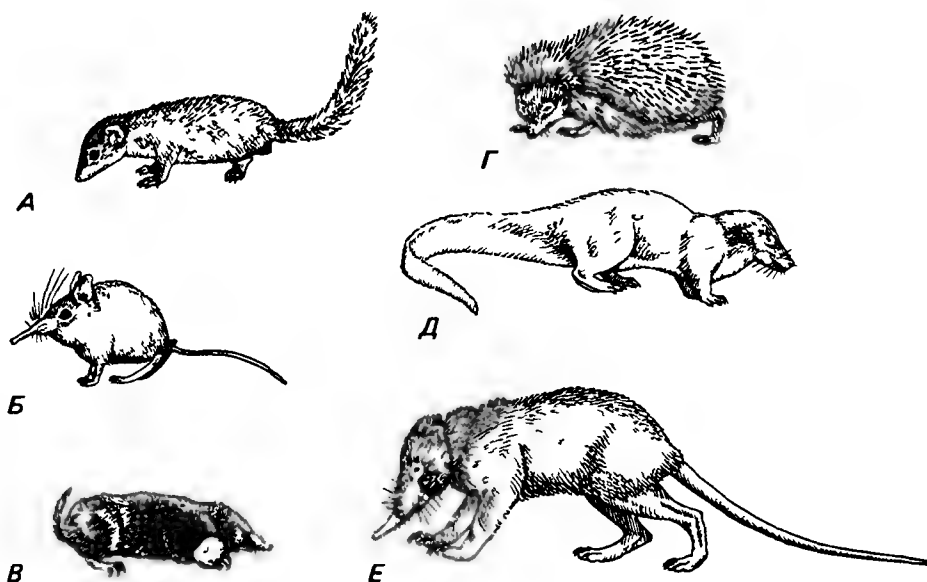
**ПЛАЦЕНТАРНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ.** В эту основную наиболее продвинутую группу млекопитающих входит множество ныне живущих форм, удачно названных *Eutheria*, т. е. «настоящими зверями», но обычно именуемых плацентарными. Последнее название связано с тем, что в отличие от большинства сумчатых, у *Eutheria* имеется плацента, через которую материнский организм обеспечивает зародышу питание, в результате чего детеныш появляется на свет довольно хорошо развитым по сравнению с детенышем сумчатых. Ко времени вымирания динозавров эти высоко развитые млекопитающие уже существовали (они представлены, хотя и довольно слабо, уже в верхнем мелу); плацентарные быстро достигли большого разнообразия, причем многие их формы сохраняются до наших дней. В некоторых других группах позвоночных родословное древо действительно похоже на дерево с главным стволом или по крайней мере крупными ветвями первого порядка, которые в свою очередь разветвляются. Родословное же древо плацентарных млекопитающих можно сравнить с большим кустом: различные их отряды трудно объединить в группы. Несмотря на ряд попыток, не удалось создать такие группы, которые стали бы общепринятыми и которым можно было бы дать здесь формальные таксономические обозначения. На рис. 55 отмечены некоторые из главных подразделений плацентарных. Не все известные вымершие группы, перечисленные в приложении 1, будут рассмотрены; сведений относительно не упоминавшихся здесь групп довольно мало, и с ними читатель может столкнуться лишь при изучении палеонтологии.

Предки плацентарных и собственно все ранние млекопитающие были, по-видимому, мелкими пугливыми животными, которые потенциально были плотоядными, но из-за своих небольших размеров вынуждены были довольствоваться мелкой жертвой — насекомыми, личинками и червями; предполагается, что они поедали также некоторые мягкие части растений. Так млекопитающие существовали на протяжении многих миллионов лет, пока вымирание динозавров не принесло им свободу. Однако этот начальный период не прошел для них впустую. Можно предполагать, что это был период обучения и подготовки, в течение которого были достигнуты успехи в развитии нервной деятельности и процессов размножения. В результате к концу мезозоя существовали пусть мелкие, но высоко развитые плацентарные (а также сумчатые) млекопитающие, готовые завоевать всю сушу.

К началу кайнозоя произошла быстрая радиация млекопитающих с образованием различных отрядов. Однако небольшое число форм при этом не слишком далеко ушло по строению и образу жизни от своих мелких предков, питавшихся насекомыми; эти животные образуют отряд насекомоядных (*Insectivora*; рис. 56).



Родословное дерево основных отрядов (и некоторых подотрядов) плацентарных млекопитающих. На рис. 57—61 более подробно представлена эволюция приматов, хищных, а также непарно- и парнокопытных.



Насекомоядные. Все эти довольно разнообразные формы имеют небольшие размеры и более или менее сходны с землеройками. А Тупайя, Б Прыгунчик (*Elephantulus*), В Крот (*Talpa*), Г Еж (*Erinaceus*), Д Выдровая землеройка (*Potamogale*), Е Щелезуб (*Solenodon*) — крупная кубинская форма (Из Thenius).



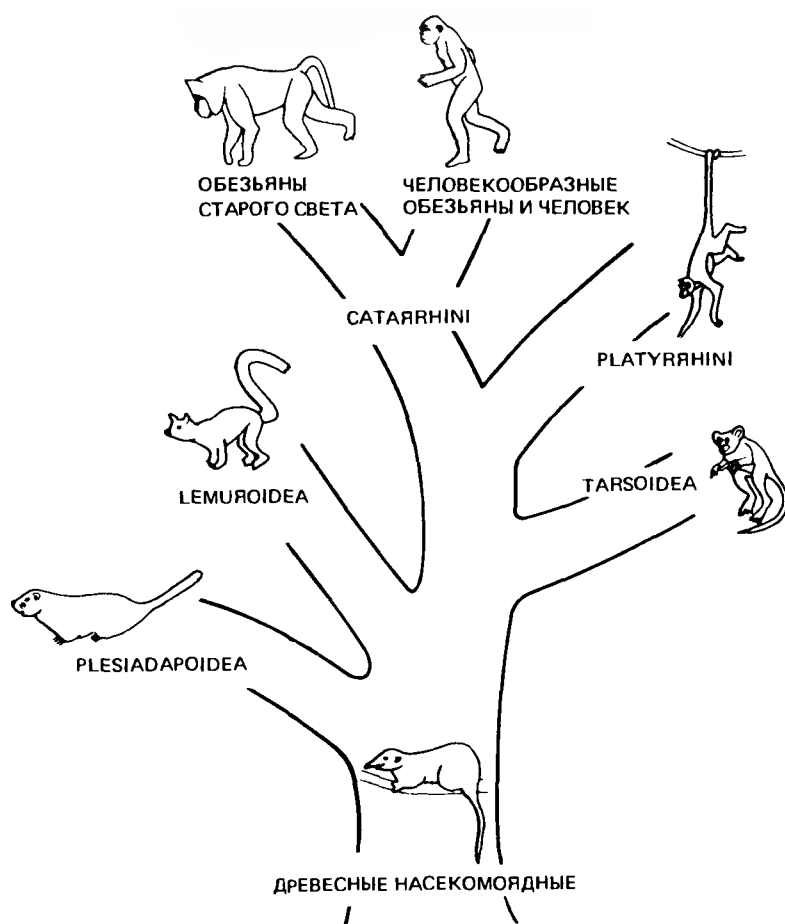
Маленькие землеройки очень сходны, во всяком случае по образу жизни, со своими далекими предками; во многих областях землеройки чрезвычайно обильны в лесах и на лугах, но они так пугливы, что их почти никогда не удастся увидеть. Другие хорошо знакомые нам насекомоядные — это покрытый иглами обыкновенный еж и кроты, которые благодаря своим мощным роющим лапам добывают под землей личинок и червей. Из родственных форм можно назвать род тупайя, распространенный в Индо-Малайской области; долгое время считалось, что он по происхождению близок к приматам, однако теперь это кажется менее вероятным — видимо, он стоит ближе к предкам высших млекопитающих в целом. Своеобразные группы насекомоядных обитают в тропиках; одна из них, которую часто выделяют в самостоятельный отряд, это шерстокрылы, или кагуаны, способные к планирующему полету. **Насекомоядных**, в том виде как они здесь описаны, почти несомненно, нельзя считать естественной группой — к ним можно было бы отнести почти любое сравнительно примитивное плацентарное; однако, несмотря на большие успехи, достигнутые за последнее время, возможные линии раздела еще не ясны, а потому все это объединение можно пока рассматривать как один отряд.

От предков, питавшихся насекомыми, произошла та единственная группа млекопитающих, которая обладает способностью к настоящему полету, — летучие мыши, образующие отряд **Chiroptera**. Крыло летучей мыши отличается от крыла птерозавров и птиц тем, что это перепонка, натянутая на четырех из пяти пальцев. Большинство летучих мышей (**Microchiroptera**) продолжает питаться насекомыми; однако многочисленная группа (**Megachiroptera**), обильная в тропиках, состоит главным образом из довольно крупных форм, питающихся плодами.

**ПРИМАТЫ.** Этот отряд, к которому относится и человек, — одна из ранних ветвей, отходящих от насекомоядных; связи между двумя этими группами настолько тесны, что до сих пор не удалось решить, к какому из двух отрядов следует относить некоторые ископаемые и ныне живущие формы. Многие примитивные млекопитающие были до некоторой степени древесными формами; у ранних приматов древесный образ жизни преобладал, что, по-видимому, и обусловило развитие многих свойственных им особенностей: проворство и совершенную координацию движений; способность взбираться на деревья, хватаясь за ветки, что привело к развитию самого полезного «орудия» — руки; острое зрение, столь необходимое при древесном образе жизни. И что самое главное — высокое развитие головного мозга, представляющее собой наиважнейшую черту высших приматов, очевидно, тесно коррелирующую с потребностями и возможностями, возникающими при жизни на деревьях.

Самые примитивные из современных приматов — лемуры (подотряд **Lemuroidea**; рис. 57), все еще процветающие в условиях изоляции на Мадагаскаре и мало изменившиеся по сравнению со своими раннекайнозойскими предками. Это четвероногие древесные формы с густым мехом, относительно слабым зрением и носом, придающим их морде вид, типичный для млекопитающих. Некоторые вымершие формы, выделяемые в самостоятельный подотряд **Plesiadapoidea**, были столь же примитивны, но по ряду признаков, например по характеру резцов, подходили к грызунов.

Следующий шаг вперед представлен в настоящее время маленьким занятым долгопятом (**Tarsius**, подотряд **Tarsioidea**), обитающим в юго-восточной Азии. Современная форма несколько специализирована по таким признакам, как удли-



Упрощенное родословное дерево приматов

ненная предплюсна (откуда и происходит его название), что служит приспособлением к передвижению прыжками. Хотя долгопяты во многом еще сходны с лемурами, они достигли значительного прогресса по некоторым признакам у них превосходное зрение, а нос редуцирован и выглядит просто как пуговка.

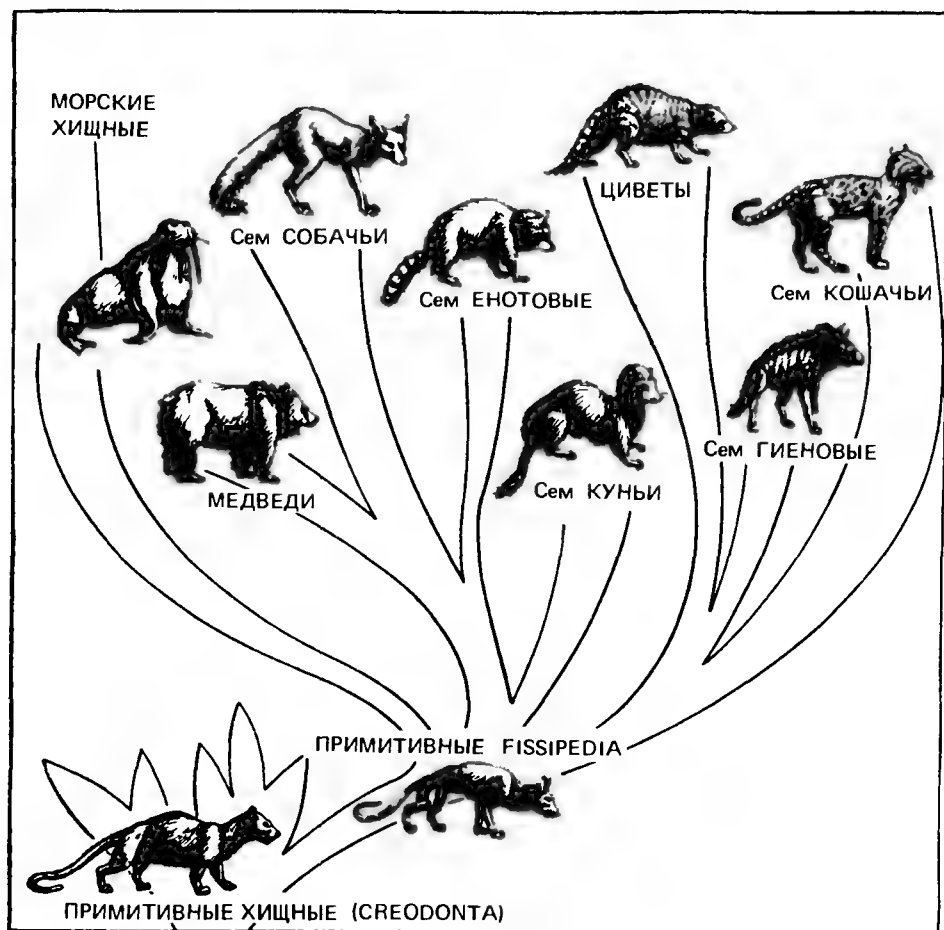
Наивысшего общего уровня в эволюции приматов достигли обезьяны, в том числе человекообразные, и человек. Хотя человек может гордиться своими достижениями в смысле умственного развития, морфологически он мало чем отличается от других приматов; различия между членами группы касаются главным образом пропорций различных структур или таких явных адаптаций, как отличительные признаки человека, связанные с прямохождением. У всех высших приматов большие полушария относительно крупнее, зрение высоко развито, нос редуцирован, а руки служат эффективными хватательными органами. От форм, сходных с долгопятом, по-видимому, независимо возникли две разные группы обезьян. Одна группа — широконосые обезьяны (подотряд **Platyrrhini**) обитает в Южной Америке, где она представлена разнообразными формами, такими, как цепкохвостые (капуцины) и маленькие игрунковые обезьяны. Между прочим, только у южноамериканских обезьян имеется хватательный хвост. Другая группа высших приматов — узконосые обезьяны (подотряд **Catarrhini**) — обитают

в Старом Свете. Примитивные их представители — хорошо известные мартышки и павианы Африки и Азии. Эволюционно более продвинутые представители этой группы — человекообразные, или высшие узконосые обезьяны, к которым относятся гиббоны, орангутаны, шимпанзе и гориллы. Это сравнительно крупные обезьяны, утратившие хвост, а две последние формы анатомически очень близки к человеку, хотя ни одна из них не является его предком. Гиббоны перелетают с дерева на дерево по воздуху с ловкостью акробатов, а орангутаны очень быстро перемещаются в кроне деревьев; шимпанзе менее специализированы к древесной жизни, а некоторые гориллы почти полностью перешли к наземному существованию, хотя и продолжают передвигаться на четырех ногах. Человек, в сущности, является пятым членом этой группы высших узконосых обезьян; он превратился в наземное двуногое, но в строении его тела глубоко запечатлен ряд черт, приобретенных, вероятно, за время долгого существования на деревьях. Наша собственная родословная не вполне установлена, но остатки австралопитеков и других форм, найденные в Южной и Восточной Африке, в структурном отношении заполняют разрыв между человеком и его обезьяньими родичами.

**ХИЩНЫЕ.** Насекомоядные были потенциально плотоядными животными. С развитием многочисленных более безобидных форм млекопитающих от ствола примитивных плацентарных ответвились и разнообразные хищные формы (рис. 58). Все ныне живущие хищники объединены в отряд **Carnivora**, но в начале третичного периода обычные плотоядные животные были членами другой группы, которую часто выделяют в самостоятельный отряд **Creodonta**. Однако это были, по-видимому, относительно медлительные, неуклюжие, нескладные и глупые существа, которые вскоре постепенно стали исчезать и в конце концов уступили место членам истинной линии **Carnivora**. Современных наземных хищников (подотряд **Fissipedia**) можно разделить на два больших инфраотряда, наиболее известными примерами которых служат собака и кошка, а более примитивными членами соответственно триба кунных и группа цивет. Третья группа, инфраотряд **Miacoida**, создана для различных вымерших предковых форм.

Куницы и их близкие родичи — мелкие коротконогие формы, многие из которых питаются исключительно как хищники, — очевидно, представляют примитивных членов общей «собачьей» группы (инфраотряд **Arctoidea**). Однако в пределах семейства кунных возник ряд форм, отклоняющихся по образу жизни и диете: барсуки, скунсы, выдры и даже одна морская форма — морская выдра, или калан, обитающая в Тихом океане. Семейство псовых состоит из наземных форм, адаптировавшихся к преследованию жертвы; в современной фауне оно представлено волками, шакалами, лисицами и другими формами, сходными с собакой. Енот близок к псовым, но ведет полудревесный образ жизни и по типу питания относится к всеядным животным; у него есть несколько родичей в Америке и он близок также к малой панде, обитающей в Азии. Медведи принадлежат к тому семейству инфраотряда **Arctoidea**, которое особенно сильно отклонилось от предковых форм; эти неуклюжие животные (за исключением белого медведя) очень далеко ушли от питания мясом, перейдя на смешанную, но главным образом растительную диету. Большая панда, во многом очень сходная с медведями, стала почти полностью растительноядной.

Среди «кошачьей» группы хищных (инфраотряд **Aeluroidea**) примитивными формами являются, по-видимому, циветы и их родичи, соответствуя в этом



Упрощенное родословное древо хищных (Из Romer, The Vertebrate Story. Univ of Chicago Press)

смысле семейству куньих в «собачьей» группе. Эти разнообразные формы обитают главным образом в тропических лесах Старого Света; наиболее известным их представителем можно считать мангуста. Непривлекательные гиены принадлежат к одной из боковых ветвей цивет, которые перешли на питание падалью, хотя некоторые из них очень активные хищники, а одна форма — земляной волк — питается термитами. В этой подгруппе хищных наибольшей специализации достигло семейство Felidae. Кошки приспособились к скрадыванию добычи, после чего они настигают жертву одним прыжком, а не путем длительного преследования, как это делают собачьи; их зубы высокоспециализированы для убивания и разрывания добычи, и в природных условиях они питаются исключительно мясом. Большинство ныне живущих кошек — львы, тигры, леопарды и т. п. — морфологически очень сходны. Несколько форм вымерших саблезубых тигров прославились своими чрезмерно развитыми верхними клыками (см. рис. 243, А).

Наконец, следует упомянуть о хищных, обитающих в море и принадлежащих к отряду ластоногих (Pinnipedia); к ним относятся различные тюлени, питающиеся рыбой, и огромные моржи с их роющими бивнями и тупыми коренными зубами, приспособленными к раскалыванию раковин моллюсков, которыми они питаются.

Ластоногие возникли в середине третичного периода от наземных хищных, возможно, в виде двух или трех отдельных линий; помимо прочих адаптаций к водному образу жизни конечности у *Pinnipedia* превратились в ласты; задние конечности, вытянутые назад, заменяют при плавании хвост, который редуцирован.

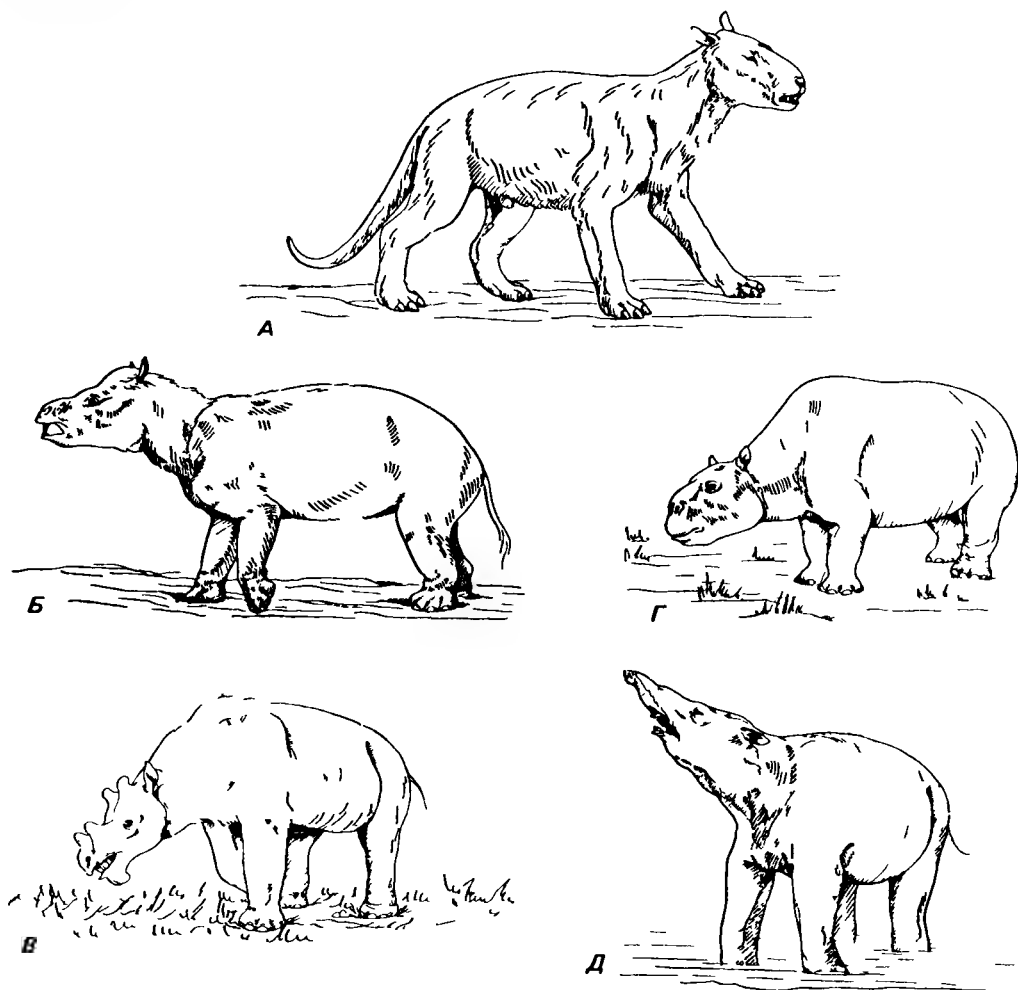
**КОПЫТНЫЕ** Заметным событием в истории третичного периода было развитие целого ряда форм, часто относительно крупных, которые питались растительной пищей и коренные зубы которых с их перетирающими поверхностями были приспособлены для пережевывания растительного материала. Наиболее прогрессивные формы стали хорошими бегунами; их конечности вытянулись за счет удлинения костей в области кисти и стопы. При ходьбе они стали опираться на кончики пальцев, число которых обычно уменьшено. Когти, полученные от примитивных млекопитающих, обычно заменены копытами, откуда и происходит название этих растительноядных животных.

Хотя у разных копытных имеются некоторые общие признаки, нельзя с уверенностью говорить о том, что все линии копытных происходят из какого-то общего источника; в их развитии, безусловно, имел место значительный параллелизм. В печатных трудах слишком часто можно встретить утверждения, что «копытные» обладают такими-то и такими-то физиологическими и структурными признаками, однако эти утверждения теряют смысл, если при этом не указывается, о каких именно копытных идет речь; корова может оказаться столь же близкородственной льву, как и лошади.

В самом начале века млекопитающих быстро появилось множество разнообразных, но архаичных копытных; большая их часть вскоре вымерла, и нас она здесь не интересует. Один из отрядов этих архаичных форм — *Condylarthra* — по-видимому, был очень близок к предкам большинства других копытных (и даже хищных — на ранних этапах истории этих двух групп их очень трудно разграничить). В некоторых из этих вымерших отрядов возникали крупные неуклюжие формы, более или менее сходные с носорогом. Одна группа отрядов образовалась в Южной Америке, в которой до самого последнего времени не было представителей «высших» групп копытных. На рис. 59 изображены некоторые из этих причудливых форм.

Доминирующие копытные конца кайнозоя и современной эпохи принадлежат к двум сильно различающимся отрядам — непарнокопытным (*Perissodactyla*), к которым относится лошадь, и парнокопытным (*Artiodactyla*), к которым относится корова.

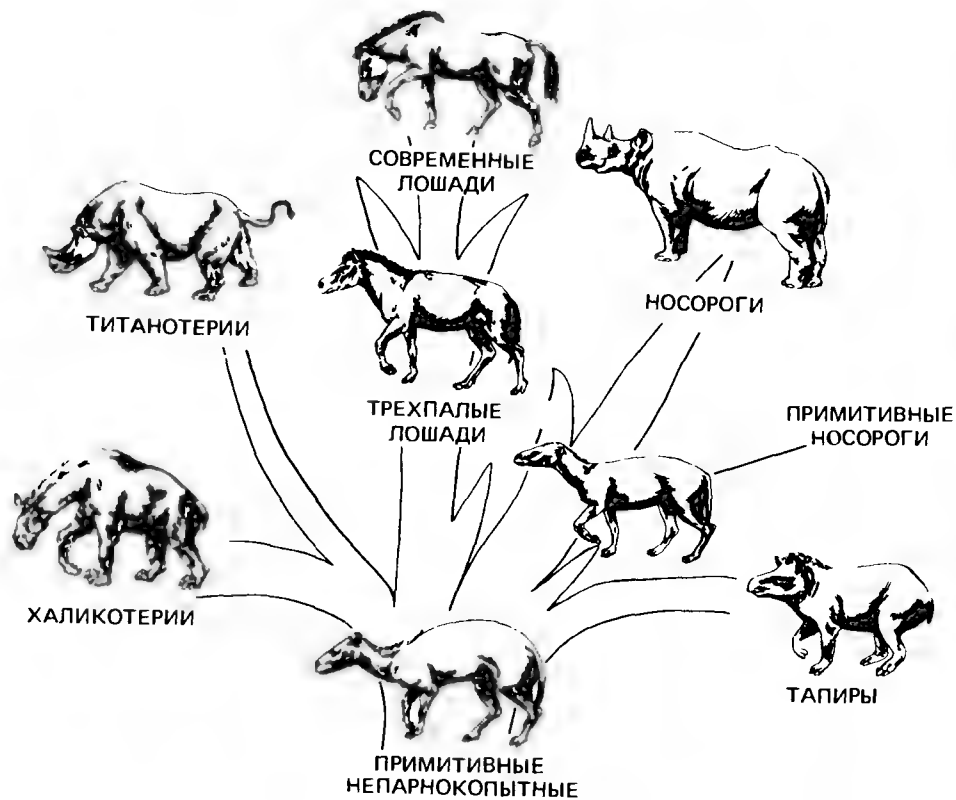
Ключевым признаком непарнокопытных (рис. 60) служит сокращение числа пальцев от 5 до 3 у ранних форм и дальнейшее их сокращение до одного (см. т. 1, с. 256, 262—263). У примитивных форм, таких, как маленький *Hyracotherium* (*Eohippus* — возможно, синоним), который не только был родоначальником лошадей, но и близок к предкам всего отряда, на задних ногах оставалось всего три пальца, но передние ноги утратили только первый палец. Первые непарнокопытные потребляли относительно мягкую пищу, объедая листья различных растений в лесах и на лесных прогалинах. В эволюционном ряду лошадей у среднетретичных форм, обитавших в степях, развились зубы с высокой коронкой, необходимой для потребления жесткой травы и семян растений, а число пальцев на всех ногах сократилось до трех. С дальнейшим приближением к современному роду *Equus* на каждой ноге сохранилось лишь по одному, среднему, пальцу. Тапиры тропических областей Старого Света продолжают питаться



Различные древние копытные (в очень разных масштабах) А Кондиларт *Phenacodus* Б Пантодонт *Coryphodon* В Диноцерат *Uintatherium* Г *Toxodon* из нотоунгулат Д Пиротерии (*Pyrotherium*) (Из Kurten)

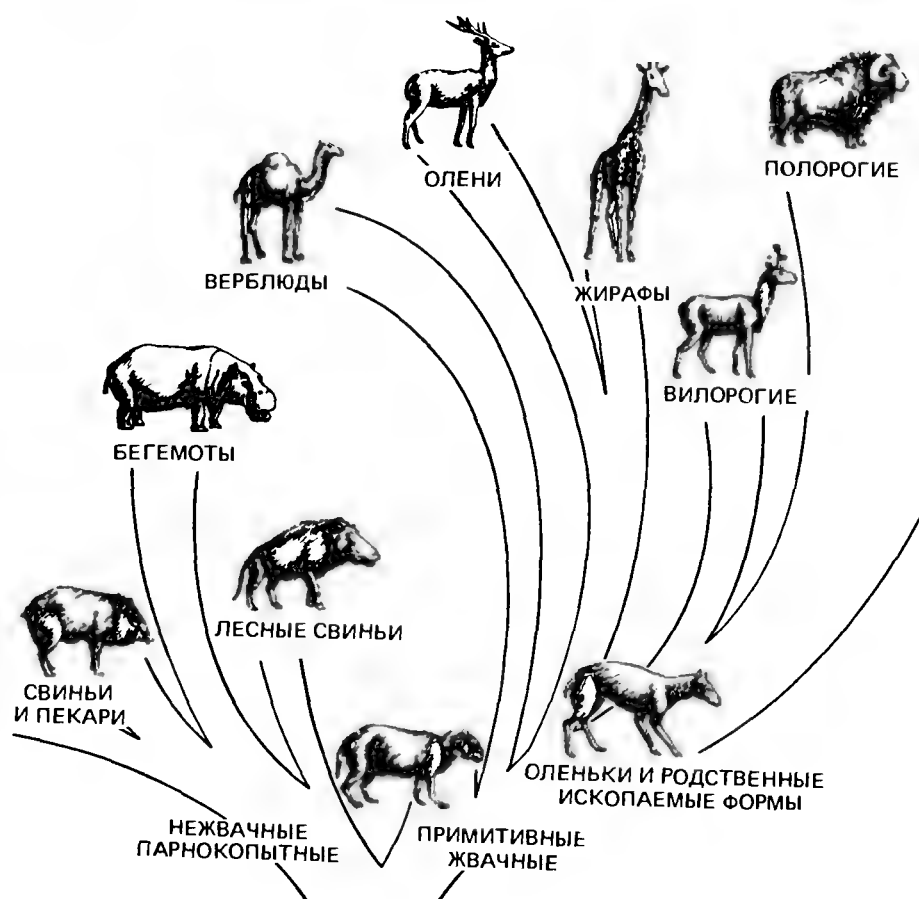
листьями, хотя они стали несколько крупнее, по образу жизни они мало отличаются от ранних непарнокопытных. Среди вымерших непарнокопытных сильнее дивергировали крупные и нескладные рогатые титанотерии и причудливые халикотерии, у которых лошадинообразное туловище сочеталось с мощными когтями на лапах (возможно, служившими для выкапывания клубней). Более удачливыми, несмотря на большие размеры, оказались носороги, голова которых в процессе эволюции украсилась роговидными защитными структурами. Несколько видов этих некогда многочисленных и широко распространенных животных до сих пор сохранилось в тропических областях Старого Света. Хотя часто говорят, что носороги неуклюжи (возможно, что в зоопарках они и кажутся такими), люди, которым приходилось спасаться от них бегством, решительно не согласны с этим.

Непарнокопытные достигли больших успехов в ранний период века млекопитающих, но в настоящее время от них осталось относительно небольшое число видов лошадей, тапиров и носорогов. Совершенно иначе сложилась история отряда парнокопытных (*Artiodactyla*; рис 61). В начале третичного пе-



Упрощенное родословное дерево непарнокопытных (Perissodactyla)

риода их было мало, но в дальнейшем они становились все более многочисленными и в настоящее время достигли широкого распространения. У этих форм редукция пальцев началась с утраты первого пальца, в результате чего они стали четырехпальцами. Из оставшихся четырех два боковых пальца уменьшены или утрачены, а третий и четвертый образуют раздвоенное копыто, служащее диагностическим признаком парнокопытных. Свиньи Старого Света и родственные им пекари Нового Света относительно примитивны; они всеядны, как и некоторые вымершие формы, которые были похожи на свиней, но череп которых достигал в длину одного метра. Бегемот — тяжеловесный родич свиней, ведущий полуводный образ жизни и питающийся водными и наземными растениями. Более удачливые парнокопытные стали чисто травоядными; они приобрели ряд перетирающих щечных зубов с характерным лунчатым рельефом (см. т. 2, с. 37—38) и усовершенствованный многокамерный желудок, что связано с пережевыванием отрываемой порции пищи, необходимым для переваривания растительных кормов (см. т. 2, с. 79—80). Верблюды (Tylopoda), происходящие из Северной Америки, но в настоящее время сохранившиеся в Старом Свете и в Южной Америке (ламы), — относительно примитивные жвачные. Самые продвинутые в эволюционном отношении парнокопытные — это рогатые (Ruminantia) — проворные, способные к быстрому бегу копытные со сложным желудком; голова у них обычно украшена рогами. Олень и жираф относительно примитивные формы, объедающие листья. Гораздо более многочисленны формы, похожие на корову и принадлежащие к семейству полорогих (Bovidae), большая часть которых превратилась (параллельно с лошадьми) в травоядных обитателей равнин Хо-



11 Упрощенное родословное дерево парнокопытных (Artiodactyla) Общий ствол делится на две главные ветви — нежвачных, к которым относятся свиньи, бегемот и вымершие гигантские свиньи, и жвачных. Маленькие олени тропической Африки и Южной Азии близки к предкам более продвинутых форм жвачных (Из Romer, The Vertebrate Story, Univ. of Chicago Press)

рошо знакомые всем коровы, овцы и козы — это одомашненные полорогие; для многих других животных, обитающих главным образом в тропических областях Старого Света, у нас нет обиходных названий, и мы всех их называем обычно «антилопами». Следует, наконец, упомянуть еще одно жвачное — вилорога, обитающего на равнинах западной части Северной Америки; это доживший до наших дней потомок группы, представлявшей в Новом Свете параллель настоящим антилопам.

**SUBUNGULATA** Несколько отрядов, возможно африканского происхождения, которых часто объединяют под названием Subungulata, вероятно, лучше всего рассматривать как отклоняющихся потомков исходной линии копытных (рис 55). Маленькие даманы (отряд Hyracoidea) по внешнему виду и по образу жизни похожи на кроликов (хотя некоторые из них крупнее кроликов, а другие живут на деревьях), однако это копытные животные, родословную которых можно проследить по палеонтологической летописи Африки до третичного периода. Правда, в их строении не наблюдалось никакого прогресса, и их распространение никогда не выходило за пределы Африки и Средиземноморья.



Как бы это ни казалось странным, эти формы, по-видимому, родственны двум другим сильно отклоняющимся группам — слонам и сиренам (и быть может еще двум-трем вымершим отрядам с неясными родственными связями).

**Proboscidea**, или хоботные (обязанные своим названием хоботу), представлены в настоящее время двумя родами слонов — африканским и индийским. История этой группы была, однако, долгой и сложной. Более древние формы известны под названием мастодонтов. Самая древняя форма — из эоцена Египта — была уже довольно велика для своего времени, достигая размеров крупной свиньи с долотообразными передними зубами и многочисленными перетирающими щечными зубами. В дальнейшем мастодонты быстро увеличивались в размерах, и у них развились вытянутые в длину челюсти с короткими бивнями наверху и внизу. Впоследствии челюсти укоротились, но верхние бивни, как бы в порядке компенсации, стали удлиняться и в конце концов сложился характерный облик головы современных слонов с двумя длинными бивнями и хоботом. Между тем с середины третичного периода мастодонты широко распространились по Евразии и в конечном счете по обеим Америкам; в ледниковый период разнообразные слоны, большую часть которых называют мамонтами, странствовали по всем континентам, за исключением Австралии и Южной Америки. К концу плейстоцена почти все хоботные исчезли. Внезапное отступление этого, казалось бы, процветавшего отряда млекопитающих и почти одновременное вымирание ряда других крупных млекопитающих было вызвано, возможно, их чрезмерным истреблением человеком.

Объединение морских коров, или сирен, — ламантинов и дюгоней отряда **Sirenia** — в одну группу с копытными кажется на первый взгляд большой оплошностью. Эти животные, «пасущиеся» на мелководьях в тропических областях Атлантического и Индийского океанов, — чисто водные формы, передние конечности которых преобразованы в ласты, от задних остались лишь рудименты, не заметные снаружи, а хвост превращен в плавник с горизонтальной лопастью. В настоящее время эти животные встречаются довольно редко, но почти на всем протяжении третичного периода они были широко распространены по всему земному шару. Самые древние ископаемые остатки сирен, обнаруженные, как и остатки мастодонтов, в эоцене Египта, свидетельствуют о том, что они по ряду признаков, в частности по зубам и их замещению, были сходны с самыми примитивными даманами и мастодонтами; это сходство подтверждает предположение, согласно которому все три любопытные группы **Subungulata** — разнообразные потомки какого-то общего архаичного копытного предка, существовавшего в Африке на заре века млекопитающих.

**КИТООБРАЗНЫЕ** Хотя и среди хищных, и среди **Subungulata** имеются водные формы, ни одна из них не достигла такой высокой специализации к жизни в море, как киты и дельфины, составляющие отряд **Cetacea**. Как и у сирен, передние конечности китообразных превратились в ласты, задние атрофировались, а хвост преобразовался в высокоразвитый плавник с горизонтальными лопастями. Как у ихтиозавров среди рептилий, так и у некоторых китообразных вторично образовался спинной плавник и укоротился шейный отдел, в результате чего вновь возникла типичная для рыб обтекаемая веретеновидная форма тела. Особые изменения произошли в черепе: наружные ноздри сместились вверх и превратились в дыхало, расположенное на верхней поверхности головы. Большинство млекопитающих не может долго оставаться под водой, но физио-

логия китов претерпела столь значительные изменения, что некоторые из них могут находиться под водой до часу. У большей части китообразных, в том числе у дельфинов и немногих более крупных китов (подотряд *Odontoceti*), имеются зубы, и они питаются животной пищей — рыбой, осьминогами и кальмарами. Однако самые крупные «благородные» усатые киты (подотряд *Mysticeti*) потребляют гораздо более мелкие организмы, образующие морской планктон; зубов у них нет, а для процеживания планктона из воды служит «китовый ус» (см. т. 2, гл. 11). Самые древние киты, известные из эоцена, уже обитали в воде, но их тело и череп были менее специализированы; можно предположить, что они происходят от каких-то примитивных наземных хищников; однако родственные связи современных китов вызывают многочисленные споры.

**НЕПОЛНОЗУБЫЕ.** Чрезвычайно своеобразны во многих отношениях члены отряда *Edentata*, главным образом южно-американские и по происхождению, и по распространению. Характерным признаком данной группы служат дополнительные сочленения между позвонками, вследствие чего этот отряд называют также *Xenarthra*. Современные представители: медлительные туповатые ленивцы, обитающие на деревьях и питающиеся листьями; муравьеды с вытянутой мордой; всеядные броненосцы с хорошо развитой броней, покрывающей спину. К этому отряду относятся также две вымершие формы, достигавшие крупных размеров: глиптодонты — родичи броненосцев, с куполообразной защитной «раковиной» и хвостом, покрытым броней, и растительноядные наземные ленивцы величиной со слона. Муравьеды действительно беззубы<sup>1</sup>, но у других представителей отряда имеется по крайней мере достаточный ряд коренных зубов (хотя и с редуцированным эмалевым покрытием), так что отряд назван неудачно. Эта группа сложилась в Южной Америке, но в ледниковый период ленивцы и глиптодонты проникли в Северную Америку, где достигли кратковременного успеха. Однако выжить на севере удалось только броненосцам; крупных неполнозубых, так же как и мамонтов, вероятно, истребил человек.

В прошлом к южно-американским неполнозубым нередко относили еще две группы необычных млекопитающих. Одна из них — ящеры-панголины (*Manis*, отряд *Pholidota*) Старого Света, животные с вытянутой мордой, единственные в своем роде среди млекопитающих в том отношении, что их тело целиком покрыто роговыми чешуями, расположенными подобно черепице и придающими им вид оживших еловых шишек. Как показали недавние исследования, ящеры, возможно, состоят в некотором, хотя и отдаленном, родстве с неполнозубыми. Другая группа — трубкозубые (отряд *Tubulidentata*) — представлена чрезвычайно странного вида длинномордым трубкозубом (*Orycteropus*), обитающим в Африке. Полагают, что он находится в дальнем родстве с архаичными копытными. И панголин, и трубкозуб питаются термитами, разоряя их гнезда. Лапы у того и другого вооружены мощными когтями. У трубкозуба сохранилось несколько щечных зубов, напоминающих колышки; панголин, как и его южно-американские аналоги, потерял зубы, бесполезные при его нынешнем образе жизни.

**ГРЫЗУНЫ.** Наиболее значительное место среди всех млекопитающих как по числу родов и видов, так и по численности особей занимает отряд грызунов (*Rodentia*). Главный отличительный признак этой группы — развитие пары мощных долотообразных резцов на верхней и нижней челюстях, превращенных

<sup>1</sup> Таков буквальный перевод слова *Edentata* — Прим. ред

в эффективный грызущий аппарат. Среди грызунов никогда не было ни летающих, ни морских форм, однако это самая процветающая группа почти во всех известных наземных местообитаниях. Грызуны широко радиировали, дав разнообразие форм, которые трудно распределить по крупным подгруппам; их систематика вызывает, вероятно, не менее горячие споры, чем систематика любой другой группы позвоночных. Тем не менее среди современных форм довольно четко вырисовываются три подгруппы: 1) относительно небольшой, но хорошо знакомый подотряд белкообразных (*Sciuromorpha*), объединяющий белок, сусликов, сурков и их родичей; 2) обширный подотряд свинок (*Caviomorpha*), в который входит большинство грызунов Южной Америки с их типичным представителем — морской свинкой. Североамериканский дикобраз, по-видимому, происходит из Южной Америки. К этой группе часто относят также евразийского дикобраза и нескольких других грызунов Старого Света. Хотя в настоящее время сходство между этими формами нередко объясняют параллельным развитием, доминирующая точка зрения, по-видимому, сводится к тому, что они все же представляют собой естественную группу (которой можно дать ряд различных названий); 3) самую процветающую группу грызунов образуют крысы и мыши (подотряд *Myomorpha*), распространенные повсеместно; показателем их приспособляемости служит тот факт, что из всех плацентарных млекопитающих только представители этой группы смогли проникнуть в Австралию еще до появления там человека. Среди грызунов есть и такие формы, как бобры, которых нельзя отнести ни к одной из названных групп.

**ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ.** К небольшому отряду *Lagomorpha* относятся почти исключительно зайцы и кролики. Когда-то их помещали в отряд грызунов, потому что у них, как и у грызунов, имеются долотообразные резцы. Однако в остальном сходства между ними мало; кроме того, у зайцеобразных в верхней челюсти не одна, а две пары резцов. Уже десятки лет исследователи ныне живущих и вымерших млекопитающих признают отсутствие родства между зайцеобразными и грызунами, однако, несмотря на это, сплошь и рядом биологи, плохо знакомые с животным миром, описывают структуры или функции организма кроликов или зайцев как характерные для «грызунов».

В нашем кратком обзоре мира позвоночных мы проследили за возвышением и расцветом многих групп и их последующим упадком вплоть до вымирания или до такого уровня, что теперь от них остается лишь несколько реликтовых форм, нередко аберрантных или «дегенеративных». В настоящее время наиболее успешно процветают костистые рыбы, птицы и плацентарные млекопитающие.

## Глава 4

### КЛЕТКИ И ТКАНИ

В этой книге, посвященной анатомии и физиологии позвоночных, речь идет в основном о макроскопических структурах — органах и системах органов: следует, однако, постоянно помнить, что все органы состоят из тканей, а ткани в свою очередь — из клеток, клетки же представляют собой основные единицы живого, из которых и с помощью которых строится тело животного во всей его сложности. Знание структуры и функции клеток и тканей составляет основу основ в изучении биологии; мы намерены дать здесь краткий очерк общеизвестных сведений, тем самым заложив фундамент для лучшего понимания более сложных структур, которым главным образом посвящена эта книга. Функционирование тех или иных органов зависит прежде всего от активности клеток, из которых эти органы образованы; в свою очередь почти все разнообразные системы органов прямо или косвенно поставляют клеткам материалы, необходимые для их жизнедеятельности, и создают среду, необходимую для их существования. Каждая клетка живет собственной жизнью, но продолжительность ее жизни зависит от функционирования других клеток, и каждая клетка в свою очередь вносит вклад в благополучие организма в целом.

**ХИМИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА.** Структура и функции позвоночных во многом зависят от накопления, превращения и транспортировки к соответствующим клеткам основных химических соединений, необходимых для создания протоплазмы и поддержания ее жизнедеятельности, с тем чтобы протоплазма могла выполнять роль, предназначенную ей в организме, и для удаления образующихся при этом продуктов распада. Следовательно, необходимо знать химические свойства различных веществ, из которых построен организм. Однако эта проблема сама по себе огромна и выходит за пределы тематики данной книги.

**СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ.** Клетки тела, конечно, чрезвычайно многообразны по строению и функциям; клетка печени и нервная клетка, например, выглядят по-разному и выполняют совершенно различные функции. Но несмотря на структурные и функциональные различия в строении клеток по крайней мере высших животных, к которым относятся позвоночные, имеются общие черты.

«Макроскопические» особенности морфологии клетки хорошо видны при использовании светового микроскопа, но для того чтобы выявить ультраструктуру клетки (рис. 62), необходим электронный микроскоп. В центре клетки обычно располагается **ядро**. В нем находится большое количество легко окрашивающегося вещества хроматина, представляющего собой дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК). Перед началом клеточного деления хроматин уплотняется,

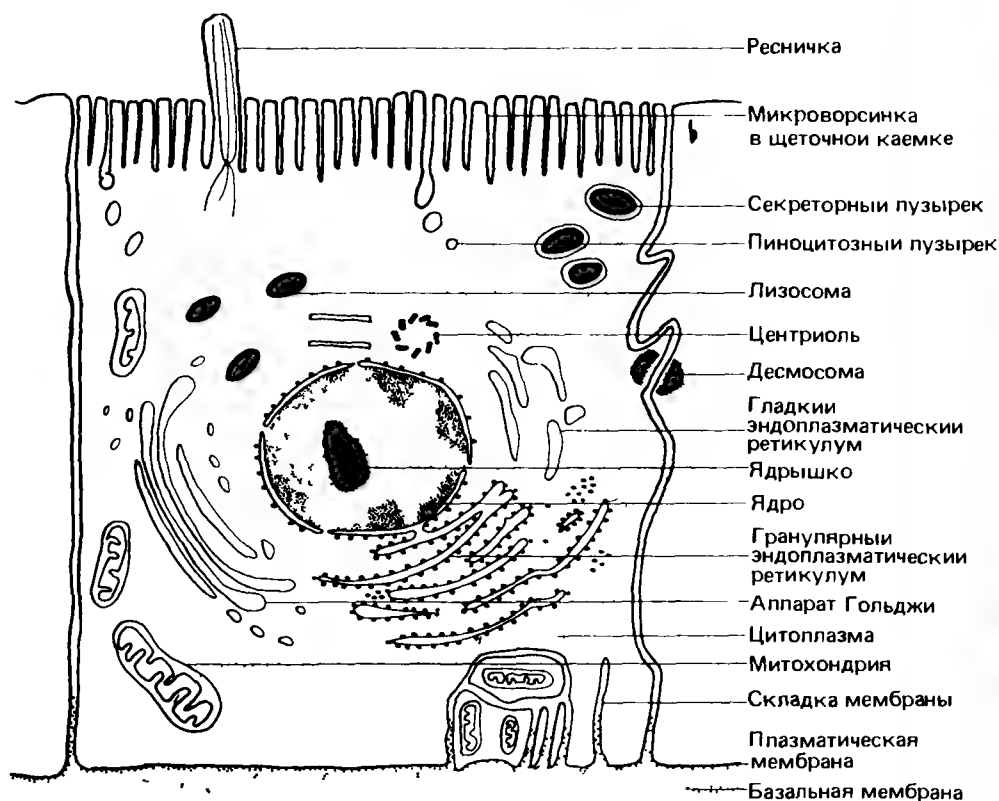


Схема «типичной» клетки. На самом деле ни одну клетку нельзя считать действительно типичной. У изображенной здесь клетки имеется ресничка, щеточная каемка, десмосомы и базальная мембрана, поэтому ее, очевидно, можно считать эпителиальной клеткой. Но даже если это и так, схема очень обобщена: только у сенсорной клетки может быть лишь одна ресничка, и у большинства из них отсутствуют одна или несколько из показанных на схеме структур.

образуя ряд парных палочковидных структур — хромосом; в процессе деления каждая хромосома расщепляется в продольном направлении, поэтому дочерние клетки получают по полному набору хромосом, а следовательно, и содержащегося в них генетического материала. Другое окрашивающееся вещество (главным образом рибонуклеиновая кислота — РНК) может более или менее постоянно образовывать компактную структуру, называемую ядрышком. За исключением того времени, когда клетка делится, ядро обычно отделено от остального содержимого клетки мембраной. В этой мембране имеются так называемые «поры», которые на самом деле представляют собой скорее плотные тяжи, а не отверстия, как можно было бы ожидать, исходя из их названия. В свою очередь клетка снаружи ограничена ясно выраженной клеточной мембраной, которая в значительной степени регулирует поступление в клетку различных веществ и их выведение. Мембрана, в которой с помощью электронного микроскопа можно видеть три слоя, образована липидами и белками. Содержимое клетки в целом называют протоплазмой; цитоплазма — более узкий термин, обозначающий содержимое клетки без ядра. Под световым микроскопом можно обычно разглядеть некоторые дискретные структуры, лежащие в цитоплазме. Вблизи ядра часто видны маленькие тельца — центриоли, участвующие в кле-

точном делении. По цитоплазме рассеяны многочисленные мелкие частицы — **митохондрии**. С помощью электронного микроскопа можно убедиться, что митохондрии, которые под световым микроскопом выглядят как простые точки или черточки, на самом деле имеют вполне определенную структуру: это разнообразные вытянутые сфероиды с рядом внутренних поперечных перегородок, называемых **кристами**. В митохондриях содержится большое количество ферментов, катализирующих химические реакции, благодаря которым клетка получает необходимую ей энергию. Именно в митохондриях происходит окисление сахаров и жирных кислот, в результате чего образуется аденозинтрифосфат (АТФ) — универсальный носитель энергии в клетке. Митохондрии в отличие от других органелл цитоплазмы содержат также некоторое количество ДНК и частично независимы от ядра. С помощью специальных красителей можно обнаружить во многих клетках **аппарат Гольджи** (названный так по имени открывшего его ученого), нередко называемый также «сетчатым (ретикулярным) аппаратом»; он состоит из стопок уплощенных блюдцевидных структур (цистерн) и мелких пузырьков, функция которых заключается, по-видимому, в накоплении белков, к которым присоединяются вырабатываемые здесь крупные углеводные группы, после чего эти белковоуглеводные комплексы выделяются из клетки в виде секреторных гранул. Полагают, что от поверхности структур аппарата Гольджи отпочковываются также лизосомы — мембранные пузырьки, содержащие гидролитические ферменты.

Долгое время полагали, что, не считая только что описанных структур, цитоплазма представляет собой, в сущности, аморфный желеобразный коллоид, где в жидкой водянистой среде растворены органические вещества. Однако с помощью электронного микроскопа было выявлено, что цитоплазма обладает ультраструктурой: вся она пронизана сетью тонких мембран или трубочек, образующих так называемый **эндоплазматический ретикулум**, а пространство между ними заполнено жидкой средой. Цитоплазма содержит также многочисленные маленькие частицы, называемые **рибосомами**, которые встроены в эти мембраны и не видны под обычным микроскопом; рибосомы служат основными центрами синтеза белка. В этом случае эндоплазматический ретикулум называют **шероховатым** или **гранулярным**; частично его мембраны могут принимать участие в формировании аппарата Гольджи. Если эндоплазматический ретикулум не содержит рибосом, то его называют **гладким** или **агранулярным**; агранулярный эндоплазматический ретикулум участвует в синтезе липидов (в том числе стероидных гормонов) и в регуляции концентрации ионов кальция (особенно в саркоплазматическом ретикулуме мышечных клеток).

Клетка может содержать также различные другие включения или тельца. Разумеется, в ней имеются секреторные гранулы, но, кроме того, вакуоли с поглощенными веществами, пигментные гранулы и жировые капли.

Поверхность клетки не менее сложна, чем ее содержимое. Соседние клетки бывают «связаны» специальными структурами: **десмосомы** просто удерживают две клетки вместе, тогда как **щелевые контакты** участвуют в переносе веществ между этими клетками. Свободные поверхности иногда несут **щеточную каемку**, состоящую из множества **микроворсинок** (каждая ворсинка в тонкой кишке человека состоит из многих клеток, которые могут быть в свою очередь покрыты микроворсинками). Более крупные и более сложные нитевидные подвижные структуры — реснички — описаны более подробно на с. 125 (т. 1).

Такая сложность структуры клетки создает впечатление статичности ее состояния. На самом деле все обстоит как раз наоборот. Каждая клетка должна производить энергию для выполнения своей функции в организме (будь то секреция, проведение нервных импульсов, мышечная работа или что-то иное); однако, кроме того, каждая клетка непрерывно претерпевает химические изменения, необходимые для поддержания своего собственного существования. Клетка, подобно организму в целом, обладает, так сказать, собственным «основным обменом», обеспечивающим сохранение ее жизненных функций.

**КЛЕТОЧНАЯ СРЕДА ТКАНЕВАЯ ЖИДКОСТЬ.** Любой организм должен создавать физическую и химическую среду, удовлетворяющую потребностям его клеточных единиц. Для клеток позвоночных эти потребности определены достаточно строго.

Организм как целое может существовать в довольно широком диапазоне температур внешней среды, но колебания температуры тела, которые могут выдержать его клетки, ограничены, хотя оптимальная температура и допустимые отклонения от нее различны для разных форм (см. т. 1, с. 181—182). Вообще диапазон температур для низших примитивных форм, обитающих в воде, расположен на шкале ниже, чем для наземных позвоночных. За немногими исключениями даже рыбы не выживают, если их внутренняя температура значительно ниже точки замерзания. Верхний предел для клеток рыб равен примерно 30 °С, а для высших классов наземных позвоночных — примерно 45 °С. Выше этих пределов наступает смерть от перегрева, так как некоторые белки претерпевают необратимую денатурацию.

Клетка в состоянии жить и избегать высыхания, только находясь в жидкой среде. Такой средой служит **тканевая жидкость** (ее называют также интерстициальной или межклеточной жидкостью), пропитывающая все ткани тела. Воды как таковой клеткам недостаточно. Тканевая жидкость должна содержать довольно значительное количество растворенных в ней веществ; в противном случае осмотическое давление может вызвать разбухание и разрыв омываемых ею клеток. Кроме того, клетки лучше всего себя чувствуют как раз при том составе растворенных веществ (это главным образом соли неорганических кислот), который и характерен для обычной тканевой жидкости позвоночных; последняя содержит в значительных количествах ионы натрия и хлора, в меньших — ионы калия, кальция и магния, а также небольшие количества других элементов.

Почему клеткам необходим именно такой состав тканевой жидкости (отличающийся от состава внутренней среды самой клетки), остается неясным. Интересно, однако, отметить, что за двумя исключениями (отсутствие сульфатов и более низкое содержание магния) тканевая жидкость позвоночных сходна по составу с морской водой, хотя обычно сильнее разбавлена. Возможно, что это не случайно. Предки позвоночных были животными, организованными весьма просто, омывавшимися и пропитанными водами раннепалеозойского океана; морская вода была главным фактором среды, в которой протекала их эволюция; будучи уже сложными организмами, они независимо создали себе внутреннюю среду: содержащую соли интерстициальную жидкость, которая явилась, если можно так сказать, остатком древнего моря. Тканевая жидкость относительно свободно сообщается со сходной жидкостью, образующей плазму крови, так что равномерное распределение жидкостей в организме обеспечивается системой кровообращения.

Конечно, большую часть веществ, необходимых клетке для ее существования, она получает из омывающей ее тканевой жидкости. И в эту же жидкость выделяет конечные продукты обмена. Тканевая жидкость должна находиться в тесном контакте с системой кровообращения, с тем чтобы непрерывно получать питательные вещества и освобождаться от конечных продуктов обмена.

Природа клеточной мембраны и необходимость наличия в тканевой жидкости достаточной концентрации растворенных веществ, для того чтобы уравновесить их концентрацию в клетке, заставляют нас коснуться основ физико-биологического явления осмоса, играющего важную роль в разнообразных видах биологической активности и тем самым оказывающего влияние на формирование структуры и функции многих частей тела.

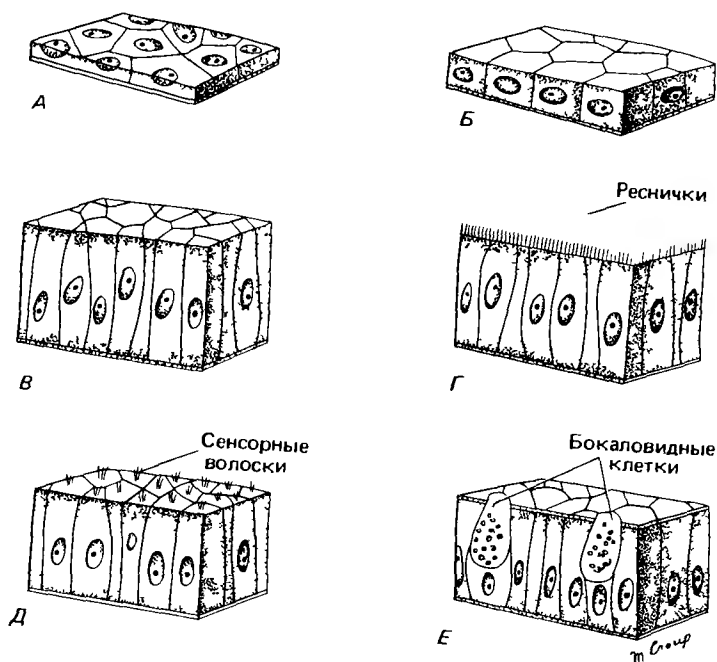
Если два объема жидкости (например, воды с растворенными в ней веществами) разделены мембраной, искусственной или естественной, то мембрана может быть либо настолько непроницаемой, что обмен веществами через нее почти или совсем невозможен, или же такой проницаемой, что через нее будут легко проходить все растворенные в жидкостях вещества, т. е. будет происходить свободный обмен. Существуют, однако, мембраны промежуточного типа, не пропускающие большие молекулы или даже большие ионы, хотя более мелкие легко через них проходят. Такие мембраны называют **полупроницаемыми**.

Клеточные мембраны различной степени проницаемости, о которых говорится в последующих главах, имеются в клетках многих органов позвоночных. Очевидно, что осмос — процесс, играющий заметную роль в определении структуры тела. Следует постоянно помнить, что это совершенно иной процесс, нежели активный перенос определенных веществ через клеточные мембраны, часто происходящий во многих тканях позвоночных.

**ЭПИТЕЛИЙ** (рис. 63). Клетки тела не являются обособленными единицами: они входят в состав **тканей** — организованных ассоциаций клеток одинакового происхождения, выполняющих сходные функции. В некоторых случаях, особенно в случае соединительной ткани (в широком смысле), агрегация клеток может быть относительно диффузной, а в других — слабо выраженной или аморфной. В самом деле, довольно трудно освоиться с мыслью, что клетки циркулирующей крови образуют некую ткань. Однако часто ассоциация клеток образует такую ткань, как **эпителий** — упорядоченный и плотный пласт клеток, который обычно одной своей стороной ограничивает поверхность тела или одну из его внутренних полостей.

У зародыша эпителий почти всех типов имеет довольно простую и четкую структуру. В дальнейшем, однако, в результате утолщения и модификации некоторые типы в значительной степени утрачивают сходство с эпителием, как, например, в толще печени. Эта дифференцировка эпителия в процессе индивидуального развития примерно соответствует его вероятной дифференцировке в процессе филогенеза. У самых первых и самых простых многоклеточных организмов предположительно имелся эпителий лишь одного типа, покрывавший их тело снаружи и выполнявший самые разнообразные функции: защитную, восприятие раздражений, поглощение питательных веществ из внешнего мира и выделение в среду конечных продуктов жизнедеятельности. В дальнейшем, с образованием внутренних полостей и внутренних структур, стала не только возможной, но и необходимой специализация эпителиальных тканей. Следует отметить, что в значительной части пищеварительного тракта и в других внут-





Различные типы простого эпителия. А Плоский Б Однослойный кубический В Цилиндрический Г. Цилиндрический мерцательный Д Сенсорный со специальными сенсорными выростами Е Железистый эпителий, содержащий бокаловидные клетки, выделяющие слизь (Из Villee, Biology)

ренных органах эпителий, защищенный от вредных внешних воздействий, навсегда остается тонким и нежным, а его клетки могут обладать такими важными свойствами, как способность к всасыванию или к секреции. Такой эпителий обычно называют **слизистой оболочкой**, так как некоторые или все его клетки секретируют слизь (см. т 1, с 127); в результате этот эпителий всегда покрыт тонкой пленкой жидкости, которая увлажняет его

Для удобства различные типы эпителиальных клеток называют по-разному. **Плоские** клетки очень низкие. их высота по сравнению с шириной очень мала, и на поперечных срезах они имеют вид тонких линий. У **кубических** клеток ширина примерно равна высоте, и на срезах они выглядят квадратными. **Цилиндрические** клетки больше в высоту, чем в ширину

У развивающихся зародышей эпителий часто состоит из одного слоя клеток. У некоторых животных он сохраняется в таком виде и во взрослом состоянии и известен под названием **простого** или **однослойного** эпителия; нередко по типу он близок к эпителию слизистой оболочки. Такой эпителий встречается там, где опасность повреждения или снашивания невелика, или же там, где происходит всасывание или фильтрация. Однослойный эпителий может состоять из клеток любого из трех названных выше типов. Вначале клетки простого эпителия бывают округлыми, но по мере того как их упаковка становится плотнее, они обычно приобретают кубическую форму; эпителий такого типа довольно часто встречается у взрослых особей. Плоский эпителий характерен, например, для выстилки кровеносных сосудов и для других участков, где важную роль играет осмотический обмен через мембрану. Поверхностные клетки, несущие секреторные или другие существенные функции, обычно бывают более высокими, цилиндрическими.

Если эпителий состоит из двух или более слоев клеток, то его называют **многослойным эпителием**. Разным типам многослойного эпителия дают названия по характеру клеток, образующих поверхностный слой, т е многослойный

эпителий может быть плоским, кубическим или цилиндрическим, хотя два последних типа встречаются редко. Более глубокие слои многослойного плоского эпителия могут состоять из кубических или цилиндрических клеток, причем нижележащие клетки цилиндрического типа могут быть сильно уплощенными.

При взгляде сверху или на срезах, параллельных поверхности, границы эпителиальных клеток иногда бывают неровными, однако, как правило, клетки имеют форму многоугольников, часто шестиугольников, что (как это знают пчелы) представляет собой оптимальный компромисс между идеально круглой формой каждой отдельной единицы и требованиями компактного расположения. В эпителиальной ткани соседние клетки могут быть плотно пригнаны одна к другой, но между ними все же имеются очень небольшие пространства, заполненные тканевой жидкостью. Эти пространства могут перекрываться «плотными контактами» между соседними клетками; такие контакты, по-видимому, ограничивают передвижение веществ в тканевой жидкости. Поскольку плотные контакты обычно относительно непроницаемы, они не допускают переноса веществ из клетки в клетку, который, возможно, происходит, как отмечалось ранее, в области щелевых контактов — мельчайших пор, пронизывающих мембраны соседних клеток. Как правило, в эпителии нет кровеносных сосудов, и питательные вещества проникают в клетки, поднимаясь вверх с интерстициальной жидкостью из сосудов, расположенных под основанием эпителия. В большинстве случаев эпителий снизу подстилает соединительная ткань; между двумя тканями обычно лежит **базальная мембрана**, образуемая главным образом или полностью эпителиальными клетками (базальная пластинка), а иногда также соединительной тканью (ретикулярная пластинка).

Для многослойного эпителия часто характерно постоянное изнашивание и слущивание клеток, образующих поверхностный слой; утраченные клетки замещаются снизу, где клетки эпителия образуют **герминативный слой**, способный обеспечить замещение за счет клеточного деления (см. рис. 90). Главные функции эпителия связаны в общем с его свободной наружной поверхностью; поэтому неудивительно, что во многих типах многослойного эпителия по мере приближения к поверхности специализация клеток возрастает. Кроме того, в эпителии почти любого типа клетки более или менее поляризованы: проксимальный (обращенный вглубь) и дистальный (обращенный к поверхности) концы клеток различаются по характеру.

На свободной поверхности эпителия часто имеются явные признаки специализации. Иногда клетки секретируют **кутикулу**, покрывающую эпителий более или менее плотным слоем. Чаше, однако, бывает изменена поверхность самих клеток. К числу наиболее специализированных структур относятся **реснички**, располагающиеся на поверхности цилиндрического эпителия различных типов у зародышей и у взрослых особей как позвоночных, так и беспозвоночных; строение ресничек во всех случаях очень сходно: это тонкие подвижные «органы», похожие на волоски и содержащие 11 микротрубочек, из которых две расположены в центре, а остальные 9 — по периферии; все микротрубочки прикреплены к базальному тельцу, имеющему сложную структуру. Реснички поочередно сгибаются, но лишь в одну сторону; в результате их движения (независимого от нервной регуляции) по покрытой ими поверхности как бы пробегает волна, непрерывно перемещая слизь или другие вещества в одном на-

правлении. В некоторых случаях, однако, все реснички бьют в унисон.

Известны случаи, когда однослойный эпителий выглядит как многослойный; это так называемый **псевдомногослойный (многорядный) эпителий**. Так, если однослойный эпителий состоит из клеток двух типов, ядра которых расположены на разном уровне, или же из клеток разной высоты, то создается впечатление, что в нем имеются два слоя. Термин «псевдомногослойный» более оправдан в тех случаях, когда на базальной мембране однослойного эпителия лежат клетки двух типов, но до поверхности доходят лишь клетки одного типа. Уместно отметить, что если срез проходит через однослойный эпителий под углом, то на гистологическом препарате создается обманчивая картина нескольких слоев клеток. Неудачно названный **переходный эпителий**, имеющийся у амниот в мочевом пузыре и мочеиспускательном канале, на самом деле представляет собой особый тип псевдомногослойного эпителия. Если полость, которую он выстилает, пуста или растянута не очень сильно, эпителий этого типа кажется очень многослойным; когда полость расширяется, то эпителий растягивается и соответственно утоньшается. Другие виды эпителия, например эпителий, выстилающий кровеносные сосуды, также должны растягиваться и сокращаться вместе с окружающими тканями.

В широком смысле эпителием можно назвать любую ткань, соответствующую данному здесь описанию (т. е. пласты прилегающих друг к другу клеток), независимо от того, в какой части тела она находится. Многие авторы, однако, ограничивают этот термин, называя эпителием только слои ткани, покрывающие наружную поверхность тела, с одной стороны, и выстилающие внутреннюю поверхность кишечника и его производных — с другой, а также все полости, несомненно образованные этими наружными и внутренними поверхностями. Теоретической основой такого представления служит тот факт, что (как будет показано в гл. 5) эпителиальные ткани образуются в процессе индивидуального развития из покрытых эктодермой и энтодермой поверхностей зародыша. Если принять такое ограничение, то для тканей, выстилающих полости, которые образуются вторично в более глубоких участках организма, следует использовать один или несколько иных терминов. **Эндотелием** обычно называют эпителиальную выстилку кровеносных сосудов. Иногда этот термин используют также для обозначения выстилки полостей тела, однако эту выстилку предпочтительнее называть **мезотелием**.

**ЖЕЛЕЗЫ.** Секреторная активность — синтез и выделение жидких веществ — свойственна ряду различных клеток; клетки, для которых это основной вид активности, называют **железистыми клетками**.

Железы почти всегда эпителиального происхождения, хотя нервная и другие ткани также могут обладать способностью к секреции. Нередко железы сразу различимы на гистологических препаратах благодаря наличию в их клетках гранул секретируемых веществ или вакуолей, наполненных секретом. Железы и железистые клетки можно разделить на группы, исходя из тех последствий для клетки, которыми сопровождается выделение секретируемых веществ. Если секреторная активность происходит постоянно, не причиняя клетке видимого вреда, то железу называют **мерокриновой**. Но если секретируемое вещество густое или вязкое, клетки при его выделении обычно повреждаются. В **апокриновых** железах при выделении секрета разрушается только верхушечная часть клетки, но затем она восстанавливается и секреция продолжается. Однако в

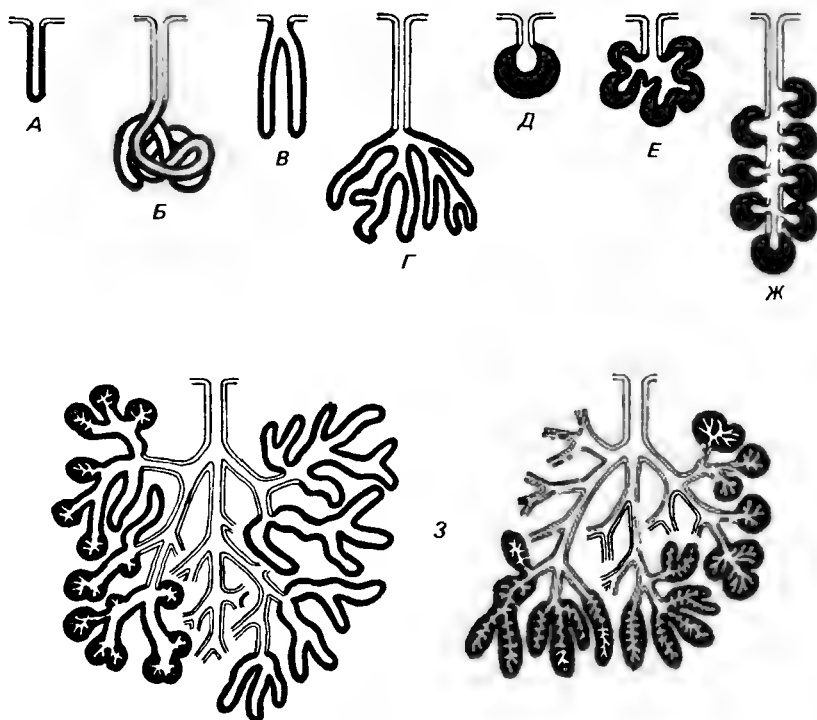
некоторых железах (например, в сальных железах кожи млекопитающих) клетка при выделении своего содержимого разрушается полностью; такие железы называют **голокриновыми**.

Во многих случаях железистые клетки встречаются поодиночке или небольшими группами на ограниченных участках эпителия, выполняющего также и другие функции. Слизь — густая вязкая смазка, увлажняющая и защищающая различные мембраны, — вырабатывается особыми железами, но нередко ее выделяют отдельные клетки, разбросанные по поверхности эпителия, как, например, в коже различных рыб. Секрет часто накапливается в верхних частях клеток в виде крупных капель, растягивая клетки, которые по этой причине получили название **бокаловидных** (рис. 63, E).

Хотя железистые клетки или железистый участок могут просто составлять часть поверхности эпителия, нередко в процессе эмбрионального развития железистые клетки обособляются от общей эпителиальной поверхности и образуют дискретные железы; тенденция к образованию оформленных желез сильнее выражена у высших групп позвоночных. В большинстве случаев секрет желез выводится через протоки в какую-либо полость тела или на его поверхность; такие железы называют **экзокринными**. В результате обособления железы от эпителия решается ряд проблем. Благодаря складчатости железистого эпителия сильно увеличивается секреторная поверхность; железистые клетки получают защиту от различных опасностей, которым может подвергнуться эпителиальная поверхность; наличие узкого протока (образующие его клетки обычно не бывают секреторными) делает возможным регуляцию выделения секрета; создаются условия для накопления значительных количеств секрета.

Экзокринные железы весьма разнообразны; некоторые из них представлены на рис. 64. Секреторные участки имеют форму **трубочек** или округлых карманов (**альвеолы** или **ацинусы**) и бывают простыми или сложными. Встречаются также железы промежуточного типа (трубчато-альвеолярные и т. п.). Кроме того, в крупных железах иногда разветвляются и протоки, что приводит к разделению железы на доли и дольки. Железы часто имеют очень неправильную форму, поскольку главную роль играет их объем, а форма при этом несущественна. Крупные железы обычно окружены соединительной тканью, которая заходит также в промежутки между долями. Обычно железы обильно снабжены капиллярами и нервными окончаниями.

Помимо «нормальных» экзокринных желез в организме имеются также **эндокринные железы** (см. гл. 18), выделяющие свой секрет не наружу, а в кровоток. В некоторых случаях можно проследить их образование из эпителия в процессе индивидуального развития; возможно, что такие железы первоначально были экзокринными (например, в отношении щитовидной железы это, по-видимому, можно считать установленным; см. т. 2, с. 0609). Что касается других эндокринных желез, то сведений о такой их родословной нет, и их филогенетическое происхождение остается весьма неопределенным. В самом деле, в некоторых случаях та или иная «железа» явно представляет собой нейральную структуру. Поскольку секреты эндокринных желез, т. е. гормоны, переносимые с кровью, могут оказывать свое действие в любом участке организма, местоположение самих желез анатомически никак не связано с органами, на которые они действуют, и (как будет описано в дальнейшем) они могут находиться в



Схематическое изображение экзокринных желез разного типа А — Ж Простые железы трубчатая (А), извитая трубчатая (Б), разветвленные трубчатые (В и Г); альвеолярная (Д), разветвленная альвеолярная (Ж) З Сложные железы На всех схемах протоки изображены двойными линиями, а секреторные части — жирными черными (Из Maximow, Bloom, Histology)

самых разных областях тела. Как и в случае экзокринных желез, их форма никак не связана с их функцией и поэтому очень разнообразна

**НЕЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ** Очень многие ткани, особенно выстилка пищеварительного тракта и ее производные, а также покровные ткани, сохраняют явно эпителиальный характер во взрослом организме: многие другие, происходящие из эпителия зародыша, у взрослой особи так сильно модифицированы, что их эпителиальная природа замаскирована. Например, печеночная ткань происходит из эпителия одного из карманообразных выростов кишечника, который превращается в желчные протоки взрослого организма. Но, хотя клетки печени взрослой особи сохраняют связь с ветвями желчного протока, массивная структура печеночной ткани мало похожа на первоначальную структуру эпителия (см. рис 286). Большая часть нервной системы развивается из эпителия, образующего нервную трубку; хотя полости, соответствующие невроцеллю (и выстилающие их эпителиальные клетки), сохраняются у взрослой особи, в нервной ткани почти нет следов структуры, типичной для эпителия. Можно считать, что поперечнополосатые мышцы туловища ланцетника и позвоночных происходят из эпителия, потому что у ланцетника они закладываются как эпителиальное окружение ряда парных карманов. Но в поперечнополосатых мышцах взрослых позвоночных не сохраняется никаких следов предковой эпителиальной структуры, и даже у зародыша признаки их эпителиального происхождения очень скоро исчезают.

Тем не менее эти ткани в широком смысле можно рассматривать как эпителиальные по своей природе, поскольку они онтогенетически или филогенетически происходят из настоящего эпителия. Принято, однако, различать по крайней мере нервную и мышечную ткани (см. гл. 16 и 9 соответственно) как отдельные «основные типы», специализированные для проведения нервных импульсов и мышечного сокращения. Другие производные эпителия выделить не так просто, и поэтому их продолжают называть эпителиальными, несмотря на их модификации.

С некоторыми другими тканями позвоночных — соединительной и скелетной, а также с тканями, образующими кровеносную систему<sup>1</sup>, — дело обстоит иначе. Они развиваются, как будет показано в гл. 5, из ткани зародыша, известной под названием мезенхимы; эти клетки, возможно, и происходят из нижних поверхностей эпителия, но сами никогда не образуют компактную ткань эпителиального типа. Они распределены диффузно по основному веществу — матриксу, который сами и продуцируют. В скелетных элементах матрикс образует твердое вещество хряща или кости, в собственно соединительной ткани он студнеобразный, а в крови — жидкий (плазма). Все эти ткани можно рассматривать как соединительную ткань в широком смысле, которую принято считать четвертой из основных тканей (три другие — это эпителиальная, нервная и мышечная ткани). Более подробно соединительная ткань описана в гл. 7.

<sup>1</sup> Клетки кровеносных сосудов могут, однако, быть эпителиальными (эндотелий) или мышечными (гладкие мышцы).

# РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Любой половозрелый организм — это просто последняя главная стадия длинной последовательности ступеней, через которую он проходит на протяжении всей своей жизни. Далее будет рассмотрено развитие отдельных органов и тканей. Здесь же мы кратко опишем начальные стадии развития позвоночных от яйца до того момента, когда основные системы органов уже дифференцированы и определен общий план строения тела. Материал излагается в несколько упрощенном схематичном виде, многие детали, представляющие интерес для эмбриологии, опущены.

### ТИПЫ ЯИЦ

Яйца позвоночных, чрезвычайно разнообразные по величине, представляют собой, как правило, сферические клетки, содержащие помимо ядра и некоторого количества прозрачной цитоплазмы желток, служащий пищей развивающемуся зародышу. Хотя принято считать, что развитие зародыша начинается с момента оплодотворения яйца, в самом яйце производится некоторая подготовка к этому событию. Ядро яйца должно быть приведено в соответствующее состояние для того, чтобы соединиться с ядром сперматозоида; при этом часть хромосомного материала удаляется из яйца, переходя в маленькие полярные тельца (процесс этот обычно не завершается к моменту оплодотворения, а временно приостанавливается). Далее, цитоплазматическое содержимое яйцеклетки приобретает перед оплодотворением довольно высокий уровень организованности к этому времени характер ее будущей симметрии, по-видимому, уже в значительной степени определен, хотя дальнейшие события могут ее модифицировать.

Сперматозоид вносит в яйцо ядерный материал, играющий важную роль в наследственности и в преобразованиях на более поздних стадиях развития, но не оказывающий существенного влияния на ранние стадии. Яйцо содержит все необходимое для полного развития взрослой особи. Зрелое яйцо «настроено» и готово к развитию; оно лишь ожидает соответствующего стимула, чтобы приступить к дроблению на клеточные единицы, что составляет первый шаг, необходимый для развития тканей и органов сложного взрослого организма. Во многих случаях этот процесс может быть запущен физическими или химическими стимулами. Однако в нормальных условиях начало процесса развития стимулируется проникновением в яйцо сперматозоида.

Количество содержащегося в яйце желтка сильно варьирует; оно служит основным фактором, определяющим размеры яйца и тип дробления. У некоторых животных, в частности у ланцетника и у человека, яйца содержат мало желтка.

Такие яйца можно назвать **олиголецитальными** (иногда их называют **алециталными**, т. е. «безжелтковыми», а это неверно). Яйца другого типа несколько крупнее и содержат умеренное количество желтка; их называют **мезолецитальными**. К типичным мезолецитальным яйцам относятся яйца лягушки; к ним принадлежат также яйца хвостатых амфибий, двоякодышащих, низших лучеперых рыб и миног. Мезолецитальные яйца так широко распространены среди примитивных водных форм, что они, по-видимому, были характерны для предковых позвоночных. У акул и скатов, с одной стороны, и у рептилий и птиц — с другой, яйца крупные; их называют **полилецитальными**, потому что большую часть клетки занимает желток, а цитоплазма, которой относительно мало, сконцентрирована на одном полюсе. Количество желтка настолько преобладает, что в быту куриную яйцеклетку называют просто желтком, совершенно пренебрегая имеющимся в ней ничтожным количеством прозрачной цитоплазмы.

Яйца можно также классифицировать на основе распределения в них желтка. В некоторых яйцах, главным образом олиголецитальных, желток распределен по клетке довольно равномерно; такие яйца называют **изолецитальными**. В мезо- и полилецитальных яйцах желток в большинстве случаев сосредоточен в одной половине яйца; у яиц, плавающих в воде, — в нижней половине. Такие яйца называют **телолецитальными**. У современных костистых рыб (Teleostei) яйца также очень богаты желтком, но размеры их варьируют. Сложностей и особенностей их развития мы здесь касаться не будем.

Концентрация желтка в одном полушарии ясно свидетельствует о наличии в яйце определенной организации, или полярности: на верхнем его конце находится **анимальный полюс**, а на нижнем — **вегетативный**; верхняя половина яйца заполнена относительно прозрачной цитоплазмой, а нижняя переполнена желтком. У многих беспозвоночных ось, соединяющая эти два полюса, становится затем передне-задней осью тела, причем вегетативный полюс становится задним концом. У позвоночных и низших хордовых дело обстоит иначе, что связано с их более сложным развитием. Например, у взрослых особей ланцетника ось тела отклоняется от оси яйца примерно на  $45^\circ$ , так что анимальный полюс оказывается ниже проспективного (будущего) «подбородка» взрослой особи, а вегетативный полюс направлен вверх и назад, к спине животного. Для развития двусторонне-симметричного, а не радиально-симметричного животного необходимо наличие помимо передне-задней оси срединной плоскости, разделяющей будущее тело на правую и левую половины. Известно, что по крайней мере у некоторых животных такая плоскость уже существует в неоплодотворенном яйце; у других на установление этой плоскости, возможно, оказывает влияние (или даже определяет его) место вхождения сперматозоида.

Для иллюстрации различных типов раннего развития позвоночных мы выбрали яйца трех разных категорий. Правда, в качестве примера почти классического олиго- и изолецитального яйца мы воспользуемся яйцом ланцетника, т. е. не позвоночного, а родственного позвоночным низшего хордового. Яйцо лягушки служит примером типичного мезолецитального яйца. Яйцо акулы или ската — пример перегруженного желтком полилецитального яйца, к которому на ранних стадиях развития приближается яйцо птиц. Затем будут рассмотрены своеобразные ранние стадии развития яйца млекопитающих, очень маленького и почти лишенного желтка; но млекопитающие происходят от рептилий, яйцо которых богато желтком, и в их развитии сохранилось много «воспоминаний» о развитии этих



полилецитальных форм Мы рассмотрим для каждого типа яиц три главных последовательных процесса, 1) дробление и образование бластулы, 2) гастрюляцию и закладку зародышевых листков, 3) образование нервной трубки и мезодермальных структур

### ДРОБЛЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ БЛАСТУЛЫ

**ЛАНЦЕТНИК** Процесс дробления, ведущий к стадии развития, известной под названием **бластулы**, протекает у ланцетника почти в полном соответствии с классической схемой

Первая борозда дробления проходит по «меридиану», от полюса к полюсу (примерно так, как если разрезать пополам яблоко), и приводит к образованию двух клеток одинакового размера (рис 65, А) В яйце ланцетника двусторонняя симметрия установлена еще до оплодотворения, и двум клеткам, возникшим в результате первого деления дробления, суждено при нормальном течении развития образовать правую и левую половины тела Эти клетки примыкают одна к другой, но тем не менее каждая из них приобретает округлую форму, приближаясь к шару, то же самое продолжается и при последующих делениях Вторая борозда дробления, подобно первой, тянется от полюса к полюсу, но расположена перпендикулярно первой (как если разрезать яблоко на четвертушки)

Третья борозда дробления перпендикулярна двум предшествующим и проходит почти по экватору яйца, разделяя каждую из четырех уже имеющихся клеток на верхнюю и нижнюю половины, в результате чего получается восьмиклеточный зародыш (стадия 8 бластомеров) К этому времени, однако, каждой из этих клеток явно становится трудно принимать сферическую форму сохраняя при этом

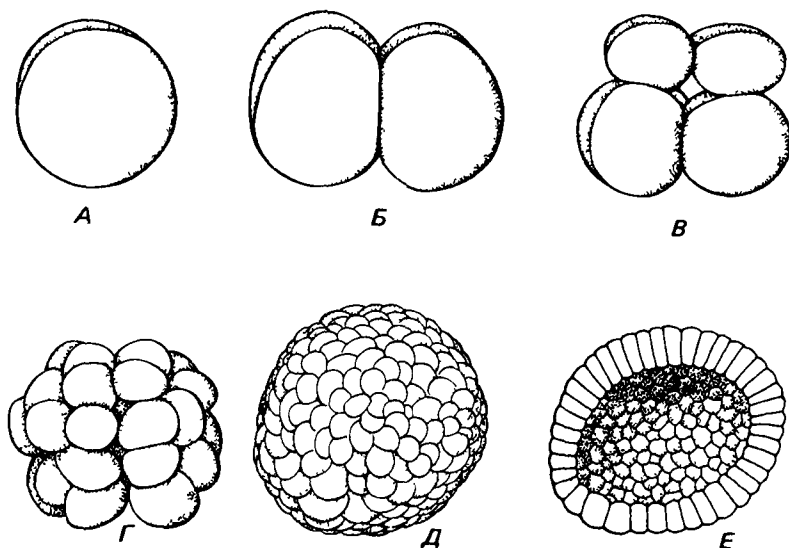


Рис 65 Дробление и образование бластулы в олиголецитальном яйце на примере яйца ланцетника (ср с рис 66—68) А Первое деление дробления, анимальный полюс яйца до дробления расположен наверху Б Второе деление дробления, ведущее к образованию четырехклеточной стадии В Третье деление дробления клетки анимального полушария несколько мельче Г После двух дальнейших делений дробления Д Бластула Е Бластула в разрезе, виден бластоцель, окруженный одним слоем клеток (По Cerfontaine, Conklin)

контакт со всеми прежними соседями. Поэтому в шарообразном скоплении клеток развивается центральная полость, которая по мере продолжения дробления становится все шире; ее называют **бластоцелем** или **сегментационной полостью**.

Яйцо ланцетника содержит небольшое количество желтка, однако он распределен не вполне равномерно; как уже говорилось, к вегетативному полюсу его концентрация возрастает. Клетка обычно делится не по центру своей общей массы, а по центру живой протоплазмы, т. е. такой относительно инертный материал, как желток, как бы не принимается в расчет. Вследствие этого третье деление, приводящее к стадии 8 клеток, проходит не строго по экватору, но несколько выше. Поэтому клетки верхнего квартета чуть мельче нижних, а содержание желтка в нижнем квартете немного больше.

Следующий ряд делений дробления, как и следовало ожидать, проходит в вертикальном направлении; каждая клетка обоих квартетов делится надвое, и возникает стадия 16 клеток. Затем в анимальном и вегетативном полушариях происходит ряд горизонтальных делений с образованием 32-клеточной стадии с четырьмя (довольно неправильными) кольцами клеток и с явными (хотя и небольшими) различиями в величине этих колец от полюса к полюсу. Поскольку процесс деления происходит в геометрической прогрессии, то вслед за стадией 32 клеток число клеток быстро увеличивается до 64, 128 и т. д.; однако теперь деления менее упорядочены и протекают не столь синхронно. За короткое время исходная яйцеклетка дает начало нескольким сотням клеток, образующим однослойную стенку вокруг центральной полости. Эта стадия носит название **бластулы**; о возникновении ее обширной полости — **бластоцеля** — говорилось выше. Клетки бластулы по большей части не слишком отличаются друг от друга, однако при внимательном наблюдении можно заметить, что в области первоначального анимального полюса они мельче, в области вегетативного полюса — крупнее и богаче желтком и что, кроме того, часть вегетативной половины занимают клетки третьего типа. Следовательно, в бластуле уже намечена дифференцировка клеток на разные типы, которым, как станет ясно в дальнейшем, уготована различная судьба.

**МЕЗОЛЕЦИТАЛЬНЫЕ ЯЙЦА.** Яйца амфибий (рис. 66), примером которых служит яйцо лягушки или тритона, относятся к мезолецитальному типу: известное количество гранулярного желтка рассеяно по всему яйцу, но особенно богата им вегетативная половина. Первые два деления дробления мезолецитального яйца сходны с делениями, которые наблюдаются в яйце ланцетника: они проходят по вертикали от полюса к полюсу, под прямыми углами одно к другому. У многих амфибий распределение пигментов в яйце указывает на то, что первое деление дробления является сагиттальным, разделяя правую и левую половины будущего организма. Однако между первыми делениями яйца амфибий и ланцетника имеется одно различие. У амфибий большое количество желтка в вегетативной половине замедляет процесс дробления в этой части яйца. Первое деление дробления в анимальной половине протекает вначале довольно быстро. Но по мере продвижения борозды дробления вниз она встречает сопротивление со стороны инертного желтка, и процесс замедляется. Поэтому второе деление может начаться еще до того, как завершилось первое. Эта тенденция к задержке деления клеток в нижней половине яйца сохраняется на всем протяжении периода дробления.

Третье деление дробления яиц этого типа происходит, так же как у ланцетника, в экваториальной плоскости и делит протоплазму каждой из четырех клеток на равные половины; однако ввиду того, что в вегетативной половине желтка значи-

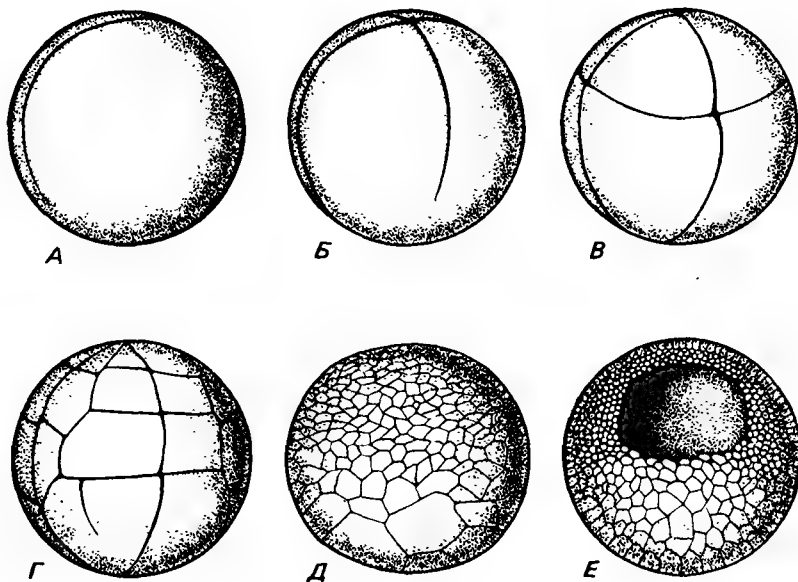


Рис. 66. Дробление и образование бластулы в мезолецитальном яйце амфибий. Эти шесть схем сопоставимы с шестью схемами на рис. 65 (ср. также с рис. 67 и 68). А. Первое деление дробления. Б. Второе деление дробления. В. Третье — меридиональное — деление дробления, после которого клетки анимальной половины оказываются мельче. Г. Стадия примерно 36 клеток; дробление неравномерное, в вегетативной половине оно протекает медленнее, и образующиеся там клетки крупнее. Д. Бластула, в которой клетки на двух исходных полюсах резко различаются по величине. Е. Бластула в разрезе; виден небольшой blastocoel, стенки бластулы многослойны. Масса желтка на вегетативном полюсе дробится медленно, образуя скопление крупных клеток.

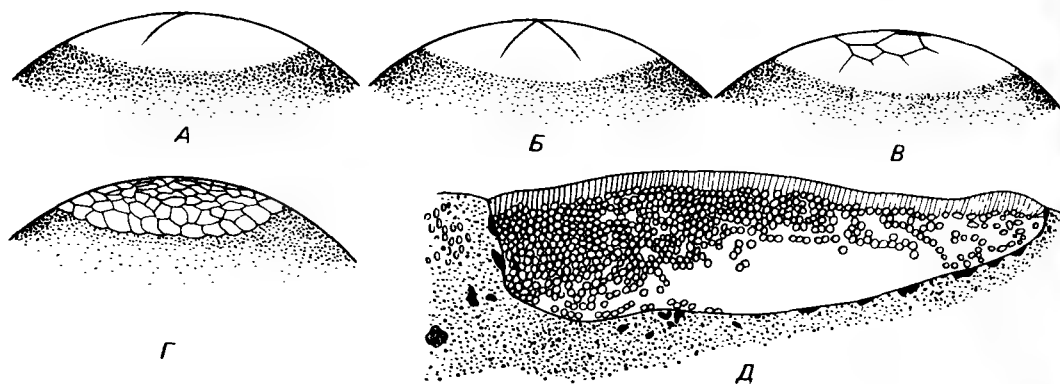


Рис. 67. Дробление и образование бластулы в яйцах, богатых желтком, таких, как яйца акул, рептилий или птиц (см. рис. 65 и 66). На схемах А и Г — показан только анимальный полюс яйца — участок прозрачной протоплазмы, лежащий на обширной инертной массе желтка. А — Г — стадии дробления, сравнимые со стадиями А — Г на рис. 65 и 66. В данном случае в результате дробления образуется не шар, а пласт клеток. Д. Разрез через сформированную бластулу акулы при большом увеличении. Бластула представляет собой плоскую пластинку толщиной в несколько клеток с blastocoel неправильной формы, лежащим под ней, но над несегментированной массой желтка. (Д — по von Kupffer.)

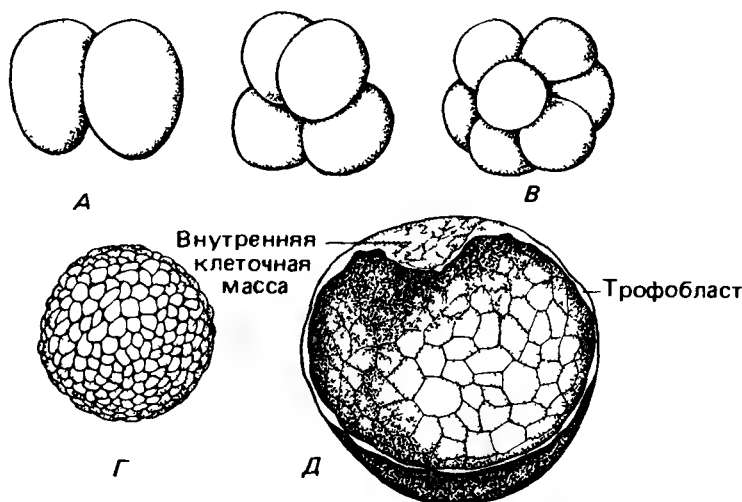
тельно больше, а протоплазмы меньше, борозда дробления располагается гораздо выше экватора (можно сказать, она сдвинута примерно так, как тропик Рака). В результате в бластуле лягушки и хвостатых амфибий мелкие клетки анимального полушария заметно отличаются от крупных, богатых желтком клеток вегетативного полушария. Конечный результат процесса дробления такого яйца — бластула, которая в известных отношениях сходна с бластурой ланцетника с той лишь разницей, что у нее бластоцель не так обширен, как у ланцетника. Переполненная желтком протоплазма у вегетативного полюса яйца лягушки или хвостатой амфибии не способна к быстрому делению, и масса крупных, богатых желтком клеток частично заполняет внутреннюю область сферы; даже в анимальном полушарии стенка бластулы образована несколькими слоями клеток.

**ПОЛИЛЕЦИТАЛЬНЫЕ ЯЙЦА.** Хотя яйца амфибий содержат значительное количество желтка, дробление их проходит по **голобластическому** типу, т. е. при образовании бластулы происходит полное дробление всего яйца. **Меробластический** тип дробления (рис. 67) характерен для таких форм, как пластиножаберные, рептилии и птицы, у которых большую часть яйца составляет инертная масса желтка. Протоплазма ограничена небольшой областью на анимальном полюсе, где она покрывает желток как бы шапочкой; в дроблении и образовании бластулы участвует только этот участок прозрачной протоплазмы. Масса желтка почти не дробится; клеточные ядра внедряются в его краевую зону, прилегающую к дробящейся области, но не оказывают существенного влияния на процесс дробления.

Как и у яиц других типов, первая и вторая борозды дробления проходят через центр анимального полюса; они, однако, делят не все яйцо, а только протоплазматическую шапочку, не затрагивая желток. Следующая «экваториальная» борозда дробления проходит гораздо выше «северного полярного круга», отделяя клетки, окружающие полюс, от более периферических клеток. Дальнейшие деления, обычно довольно неупорядоченные, продолжают до тех пор, пока вся протоплазма в области анимального полюса не будет разделена на довольно большое число клеток, образующих плоскую структуру, которая соответствует бластуле; она получила название **бластодермы**. У ланцетника стенка бластулы имеет толщину всего в одну клетку. В мезолецитальном яйце стенка бластулы обычно гораздо толще и состоит из нескольких слоев клеток, а в полилецитальном яйце вся область бластулы представляет собой толстый слой клеток, слегка приподнятых над лежащим под ним желтком. Эта «бластула» в сущности имеет форму плоского пласта, а не сферы. Ее края, окруженные желтком, образованы клетками, которые в яйцах, менее богатых желтком, находились бы в вегетативном полушарии, но в полилецитальных яйцах не могут занять такое положение. Пользуясь картографическими терминами, можно сказать, что бластула — это сфера, развернутая в двумерную «карту» в северно-полярной проекции.

Несмотря на свои небольшие размеры, яйца костистых рыб по своей структуре относятся к полилецитальному типу, и большая часть их прозрачной цитоплазмы образует шапочку над плотной массой желтка. Как по типу дробления, так и по общему характеру развития они сходны с более крупными полилецитальными яйцами.

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ.** Ранние стадии развития млекопитающих (рис. 68) сильно специализированы и не похожи на соответствующие стадии других позвоночных. За исключением однопроходных (яйца которых мало чем отличаются от яиц реп-



Дробление и образование бластулы у млекопитающего. Дробление (А — Г) маленького яйца, почти лишенного желтка, сходно с дроблением яйца ланцетника. Образовавшаяся бластула (Д) обладает обманчивым сходством с бластулой ланцетника. На самом деле, однако, тонкая наружная сфера — это трофобласт, образующий связь со стенкой матки, а истинная бластула (или бластодерма) — только внутренняя клеточная масса. Эта масса представляет собой клеточный пласт, лежащий над внутренней полостью, подобно тому, как бластула полилецитального яйца (рис. 6, Д) располагается на массе желтка. (По Streeter.)

тилий), все млекопитающие вынашивают развивающихся детенышей в собственном теле; питательные вещества, необходимые зародышу для его развития, вначале секретируются маткой, а затем поступают к зародышу из кровотока матери через плаценту. Как будет сказано далее (т. 1, с. 157), плацента образуется из тканей матки и зародыша, которые представляют собой модифицированные зародышевые оболочки, имеющиеся у других амниот. Своеобразие ранних стадий развития млекопитающих объясняется необходимостью быстрого развития плаценты.

Поскольку развивающееся яйцо очень рано начинает получать питательные вещества из маточных выделений, а затем из крови матери, оно может иметь (и действительно имеет) очень маленькие размеры и практически лишено желтка. Поэтому оно может, подобно яйцу ланцетника, претерпевать полное дробление. Это дробление вскоре приводит к образованию нескольких десятков клеток. Результаты дальнейших делений заметно различаются у разных групп млекопитающих. Мы рассмотрим развитие яйца приматов, у которых происходит дифференцировка на 1) плотное скопление клеток, называемое **внутренней клеточной массой**, и 2) расположенный вне этой массы обширный шар из клеток — **трофобласт**. Трофобласт в дальнейшем становится частью плаценты, и его раннее развитие жизненно необходимо зародышу. Оплодотворение яйца происходит в верхней части яйцевода, но затем оно опускается в матку и через несколько дней имплантируется в ее стенку; трофобласт развивается быстро и при наличии соответствующих условий вступает в контакт с тканями матки. Это служит прекрасным примером эмбриональной адаптации — развивается структура, никогда не встречающаяся ни у взрослых особей, ни у зародышей «низших» позвоночных.

## ГАСТРУЛЯЦИЯ И ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

После дробления и формирования бластулы яйцо вступает в одну из ранних стадий развития, которая у большинства форм представляет собой однослойную структуру в виде сферы или пласта клеток. В некоторых случаях (например, у ланцетника) различия в размерах клеток или содержании желтка в разных частях бластулы указывают на дифференцировку особых участков, предназначенных для образования тех или иных основных тканей более позднего зародыша или взрослой особи. В других случаях дифференцировку заметить трудно, но будущую судьбу каждого данного участка нередко можно установить, окрасив клетки на стадии бластулы и проследив за окрашенным участком на последующих стадиях зародышевого развития. В результате таких наблюдений и экспериментов было установлено, что будущая судьба различных групп клеток предопределена уже на стадии бластулы, можно составить «карты презумптивных зачатков» для разных участков бластулы (несколько таких карт приведено на рис. 70).

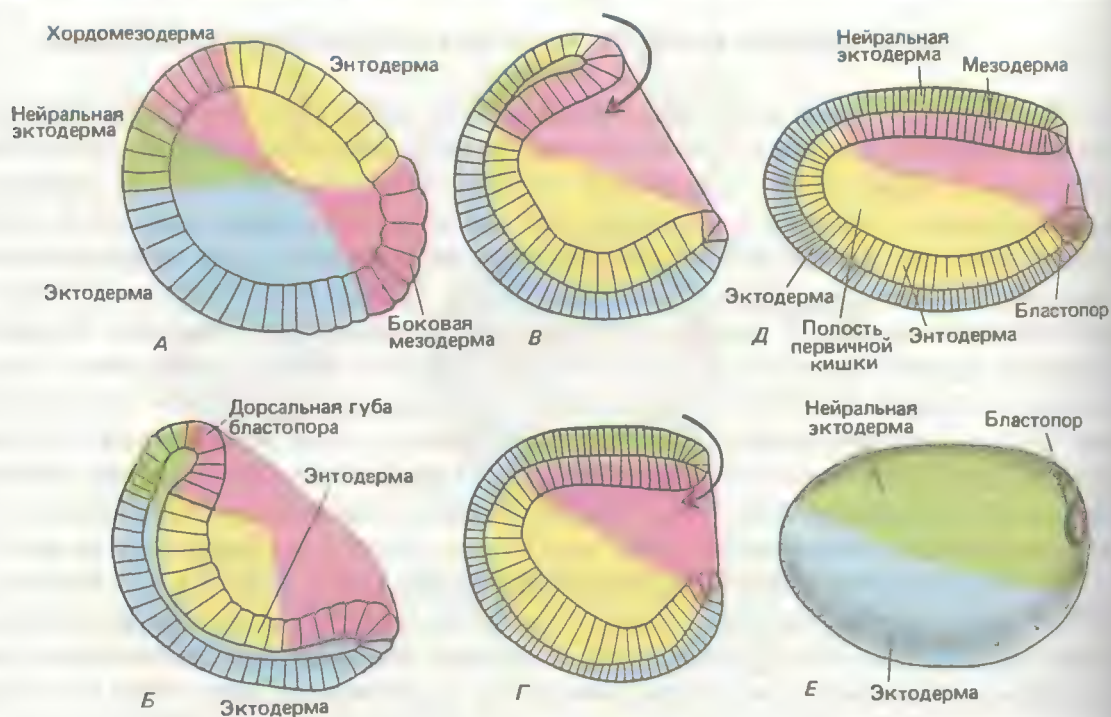
Далее начинается ряд перемещений отдельных групп клеток к тем местам, которые они в конечном счете займут на более поздних стадиях зародышевого развития и во взрослом организме. Важный этап представляет собой процесс **гастрюляции** — преобразование сферы или диска, характерных для стадии бластулы, в двуслойную структуру, часть наружного слоя которой соответствует кожному покрову взрослой особи, а часть внутреннего слоя даст в дальнейшем выстилку кишечника.

**ЛАНЦЕТНИК.** У некоторых примитивных Metazoa, например у кишечнополостных, гастрюляция — несложный процесс, сводящийся в сущности к складыванию сферического слоя клеток, составляющих бластулу, в двуслойное полушарие: наружный слой которого соответствует будущей коже, а внутренний — выстилке кишечника. Все клетки первоначального анимального полушария, составляющие наружный слой гастрюлы, образуют **эктодерму**, или наружный зародышевый листок позднего зародыша или взрослой особи. Внутренние клетки составляют **энтодерму**, или внутренний зародышевый листок, энтодерма образует **первичную кишку** зародыша, или архентерон. Единственное отверстие, ведущее в кишку, получило не вполне логичное название — **бластопор**.

Процесс гастрюляции у ланцетника (рис. 69) кажется таким же простым, но на самом деле он гораздо сложнее. В поверхностном эктодермальном слое выделяется особый участок — **нейральная эктодерма**, из которого в дальнейшем образуется сложная нервная система. Необходим также материал для образования третьего зародышевого листка — **мезодермы**, из которой формируется большая часть массы тела у хордовых. Из **хордомезодермы** — отдельного участка мезодермы, расположенного в середине спинной части зародыша, — образуется хорда. Она играет особенно важную роль, индуцируя развитие нервной системы из лежащей над ней эктодермы.

Презумптивные зачатки этих областей можно идентифицировать в бластуле ланцетника (рис. 70, А, Б), и все они участвуют в процессе гастрюляции. С началом гастрюляции крупные, богатые желтком клетки вегетативного полюса, которым предстоит стать энтодермой, образуют плоскую пластинку, а затем начинают вворачиваться в области брюшной губы бластопора. Расположенные в виде полумесяца мезодермальные клетки, предназначенные для образования хорды, мигрируют внутрь по спинной губе бластопора, а затем проталкиваются вперед, одновре-

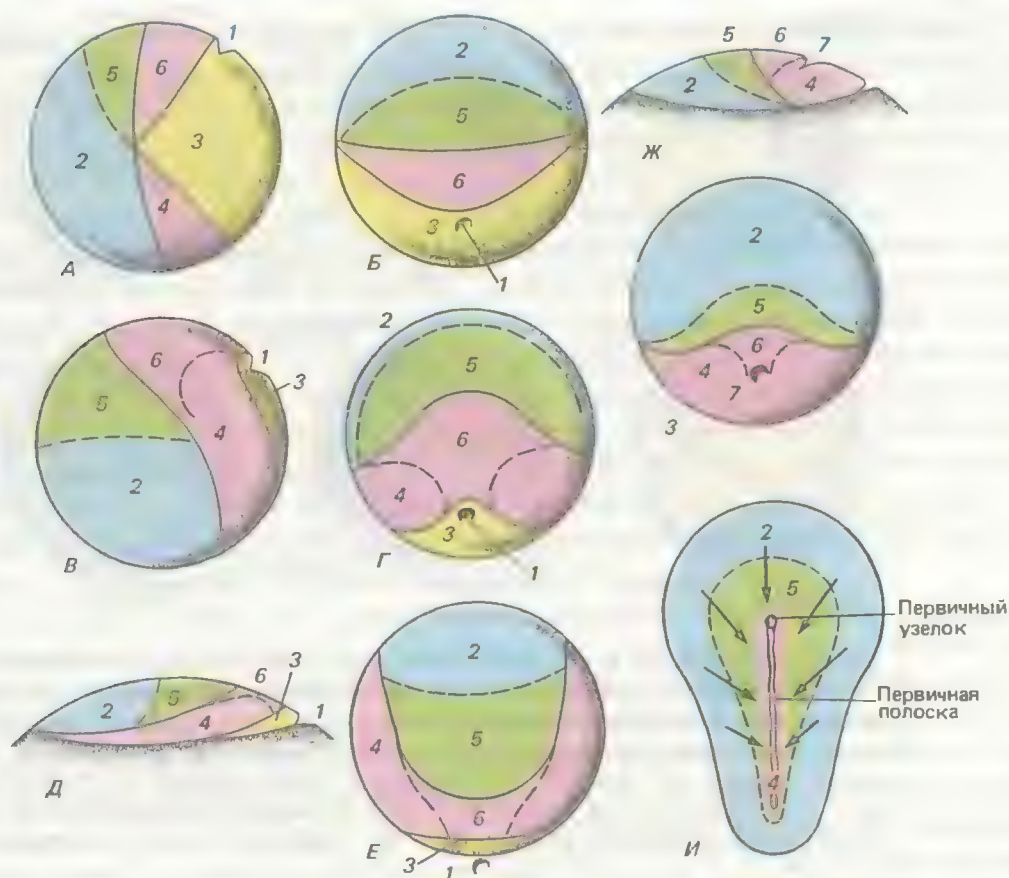




**Рис. 69.** Гастрuliaция у ланцетника. А — Д — сагиттальные разрезы, на которых видны последовательные стадии процесса. Зародыш повернут по сравнению с исходным положением яйца в соответствии с положением будущей взрослой особи, причем головной его конец находится слева, а область бывшего вегетативного полюса постеродорсально. А. Энтодермальные клетки образуют уплощенную пластинку. Б. Энтодерма претерпела инвагинацию, и клетки боковой мезодермы первоначально совершенно отделенные от материала хорды, перемещаются вверх, чтобы соединиться с ней. В. Перемещение клеток боковой мезодермы почти завершилось, а вворачивание материала хорды (стрелка) на дорсальной стороне продолжается. Г и Д. Гастрuliaция завершилась, и зародыш (в особенности хорда и лежащая над ней нейральная эктодерма) вытягивается в длину. Е. Внешний вид поздней гастрюлы (левая сторона). (По Hatschek, Cerfontaine, Conklin.) На рис. 69—80 эктодерма обозначена голубым цветом, нейральная эктодерма — зеленым, мезодерма — красным, а энтодерма — желтым.

менно выстраиваясь в полоску и увеличивая длину гастрюлы в целом. На обоих боковых краях бластопора начинается миграция мезодермальных клеток; они перемещаются во внутреннем слое вперед и вверх и образуют полоски по обе стороны формирующейся хорды. По мере вворачивания этой мезодермальной ткани будущая нейральная эктодерма постепенно занимает обширную область на дорсальной поверхности, впереди от бластопора.

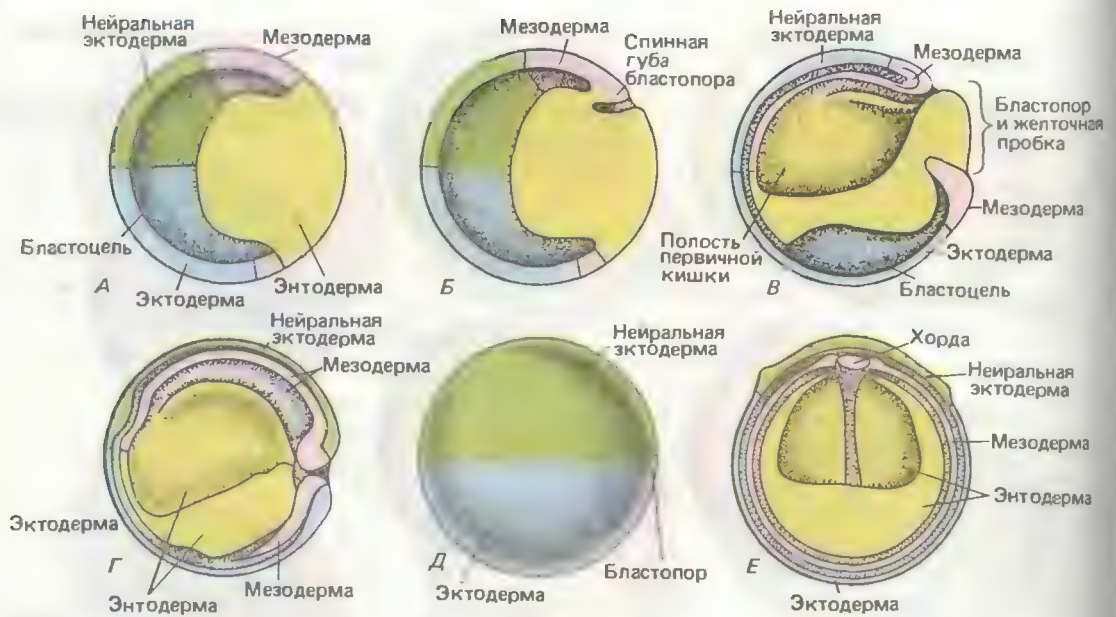
По окончании гастрuliaции зародыш имеет вид несколько вытянутого сфероида с расположенным сзади суженным теперь бластопором в качестве единственного ведущего внутрь отверстия. Снаружи, на вентральной и передней поверхности, его покрывает будущая кожная эктодерма; нейральная эктодерма лежит постеродорсальнее. Внутри гастрюлы располагается энтодерма; ее позиции в основном соответствует локализация кожной эктодермы на поверхности; хордомезодерма располагается медиодорсально, вдоль крыши первичной кишки, между полосками типичного мезодермального материала.



**Рис. 70.** Поверхность бластулы у разных животных с указанием судьбы различных участков при нормальном развитии. А и Б. Левая сторона и дорсальная поверхность бластулы ланцетника (ср. с рис. 65, Д). В и Г. Аналогичные схемы яйца амфибий (ср. с рис. 66, Д). На этих схемах зародыш повернут из того положения, в котором яйцо первоначально плавает в воде, в положение, которое он принимает на стадии гаструлы; в результате область вегетативного полюса, изначально занимавшая вентральное положение, сместилась назад и вверх, заняв в общем положение, в котором развивается энтодерма. Место, где развивается бластопор, изображено в виде зазубрины. На схемах Д — З представлены сходные латеральные и дорсальные картины уплощенных бластул полилецитальных яиц акулы и птицы. Обратите внимание, что у всех форм области потенциальных зародышевых листков примерно одинаковы; однако у птиц (представители амниот) роль бластопора, по крайней мере для образования мезодермы, выполняет первичная полоска. И — развитие зародыша птицы после стадии З; зародыш вытягивается в длину, а мезодерма и нейральная эктодерма перемещаются в медиальном направлении (как показано стрелками) к первичной полоске. 1 — место образования бластопора; 2 — будущая кожная (ненейральная) эктодерма; 3 — энтодерма; 4 — мезодерма; 5 — нейральная эктодерма; 6 — хордальная часть мезодермы; 7 — место, где появляются первичный узелок и первичная полоска. (По данным Conklin, Vogt, Vandebroek, Pasteels.)

Следует коснуться здесь дальнейшего развития мезодермы у ланцетника, хотя, строго говоря, это не относится к гаструляции как таковой (рис. 78 и 79). Клетки хордомезодермы образуют продольную цилиндрическую структуру — дефинитивную хорду. По обе ее стороны латеральная мезодерма образует пару продольных наружных желобков. На переднем конце каждого желобка





**Рис. 71.** Гастрюляция в мезолецитальном яйце, характерном для амфибий. Схемы А — Г сопоставимы со схемами А — Д на рис. 69. Однако наличие большой массы желтка ограничивает инвагинацию, как это видно на схеме Б; дальнейшая гастрюляция происходит путем продолжающегося роста губ бластопора, как это показано для спинной губы стрелкой на схеме В. Д. Гастроула с левой стороны. Е. Поперечный разрез, вид сзади. Как видно на схемах В, Г и Е, мезодерма вворачивается внутрь, располагаясь между эктодермой и энтодермой (ср. с рис. 80, А и Б). (По Hamburger.)

отшнуровывается карман более или менее кубической формы — сомит. В сомите имеется полость, первоначально сообщающаяся с полостью первичной кишки, которая впоследствии становится частью целома; ее стенки в дальнейшем дифференцируются в мезодермальные ткани. Далее назад последовательно отпочковываются пары сомитов по всей длине туловища. По мере образования этих карманов энтодерма, первоначально занимавшая латеральное и вентральное положение, растет вверх вентромедиально по отношению к ним, и в поперечном направлении, под хордой, образуя непрерывную выстилку дефинитивного кишечника. Такой тип закладки мезодермы в виде карманов сильно напоминает процесс, наблюдаемый у баланоглосса и иглокожих, и служит главным доводом в пользу того, что хордовые в своем происхождении связаны со стволом иглокожих.

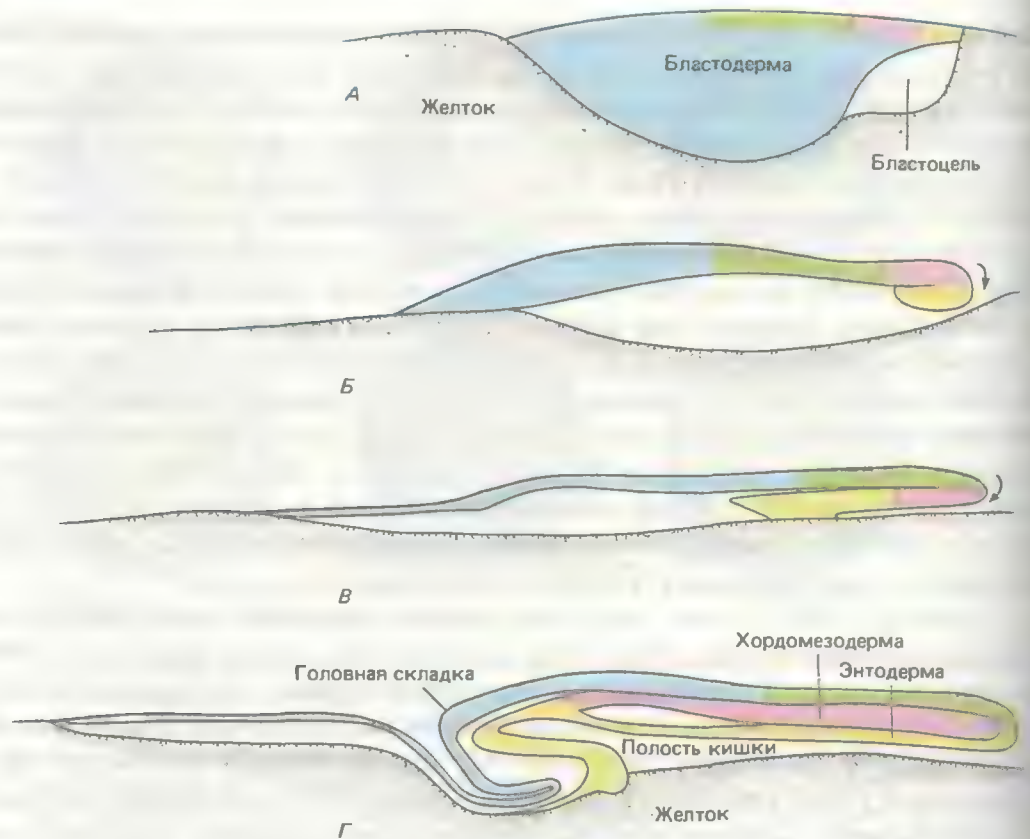
**АМФИБИИ** (рис. 70, В, Г; рис. 71 и рис. 80, А, Б). У таких групп, как хвостатые и бесхвостые амфибии, яйца которых относятся к мезолецитальному типу, потенциальные зародышевые листки закладываются на поверхности бластулы примерно так же, как у ланцетника (если не считать относительного расположения материала хорды и латеральной мезодермы), а гастрюляция протекает в основном сходным образом. Однако наличие множества богатых желтком клеток, заполняющих большую часть полости бластулы, привело к модификации этого процесса. Физически невозможно, чтобы вся эта масса переполненных желтком клеток вегетативного полушария — потенциальная энтодерма — аккуратно уложилась, как у ланцетника, внутри оболочки из клеток, образовавшихся в анимальной половине яйца. На поверхности бластулы, в точке, соответствующей дорсаль-

ной губе бластопора ланцетника, образуется бороздка. В эту впадину устремляются клетки снаружи; сначала это энтодермальные клетки, главным образом из области под бороздкой. Затем их сменяют поверхностные клетки, заворачивающиеся внутрь и поворачивающиеся вперед; этим клеткам предначертано расположиться впереди хорды. За ними следует ткань будущей хорды, располагающаяся на дорсальной стороне по средней линии, под поверхностью, лежащей впереди бластопора. В процессе гастрюляции форма бластопора непрерывно изменяется, поскольку губа бластопора продолжает оставаться местом активной инвагинации клеток с поверхности. Вначале это спинная губа, которая затем начинает расти в обе стороны, по мере того как в процесс гастрюляции вовлекается все большее число мезодермальных клеток, лежащих латеральнее хорды; наконец начинается инвагинация мезодермального материала, лежащего по средней линии на вентральной стороне, боковые участки губы встречаются, и образуется кольцевой бластопор. Одновременно с этими перемещениями спинная губа нарастает сверху на желток, так что в конечном итоге на поверхности видна только небольшая желточная пробка, закрывающая уменьшенный бластопор.

Если не считать того, что у некоторых амфибий вворачивание мезодермы может несколько задержаться и не закончится к этому моменту, то теперь рассматриваемая нами гастрюла достигла внешне стадии, сравнимой с гастрюлой ланцетника. Снаружи общая кожная эктодерма располагается вентрально и впереди, а нейральная эктодерма занимает постеродорсальную овальную область над дорсальной губой бластопора. Внутри большая часть энтодермы все еще остается массой богатых желтком клеток, но в ней уже начинают проступать очертания первичной кишки. Ее передняя часть довольно широкая, но задняя представляет собой узкую трубку. Как и у ланцетника, крыша первичной кишки вначале образована хордой и боковыми скоплениями мезодермы. Но вскоре хорда, играющая важную роль в индукции образования лежащей над ней нервной трубки, приобретает свойственную ей структуру, располагаясь по средней линии спины; мезодерма по бокам поворачивается наружу, а энтодерма растет вверх, завершая образование крыши дефинитивной кишки. Образование мезодермы у амфибий и в сущности у всех настоящих позвоночных заметно отличается от аналогичного процесса у ланцетника. У них мезодерма никогда не закладывается в виде карманов; она продвигается вперед, образуя непрерывный слой по обе стороны хорды, разрастаясь в латеральном и вентральном направлениях между эктодермой и энтодермой. Лишь позднее в мезодерме возникают целомические полости, и (если не считать круглоротых) только в дорсальной части мезодермального слоя возникает сегментарная структура.

**ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ.** Совершенно очевидно, что геометрия перемещения тканей во время гастрюляции в полилецитальном яйце должна отличаться от того, что описано для яиц других типов, потому что в этом случае вместо сферической бластулы мы имеем дело с уплощенной бластодермой; однако сами процессы тем не менее в основном те же. Основные события при более примитивных способах гастрюляции сводятся к тому, чтобы расположить соответствующим образом энтодерму и мезодерму, особенно хордомезодерму, путем вворачивания в области губ бластопора. Но где могут образоваться эти губы у плоского диска? Самый разумный ответ состоит в том, что они должны находиться по краям диска и что эквивалентом спинной губы служит конец будущего зародыша.

Оказывается, поверхность бластодермы по характеру расположения потен-



**Рис. 72.** Продольные срезы последовательных стадий гастрюляции полилецитального яйца на примере планарного. Изображен только диск бластулы и прилегающая к нему часть желтка. Передний конец слева. А. Бластула (ср. с рис. 68, Д). Б. Вворачивание энтодермы на заднем краю диска, соответствующем бластопору. В. Продолжение процесса вворачивания мезодермы. Г. Мезодерма отделилась от энтодермы; образовалась полость кишки, открытая снизу и закрытая сверху энтодермой. (По Vandebroek.)

циальных зародышевых листков сходна с их закладкой на поверхности яйца амфибии (рис. 70, Д и Е). На одном краю находится область перспективной энтодермы, а к ней примыкает участок мезодермы, предназначенный для образования хорды. Здесь, таким образом, расположена область, соответствующая спинной губе бластопора. В этом месте (рис. 72) энтодермальная ткань вворачивается внутрь, а затем тянется вперед, по поверхности желтка, располагаясь под поверхностью центрального диска; за ней непосредственно следуют хордомезодерма и латеральная мезодерма. Две последние ткани отделяются от энтодермы, чтобы занять свое дефинитивное положение между листками эктодермы и энтодермы.

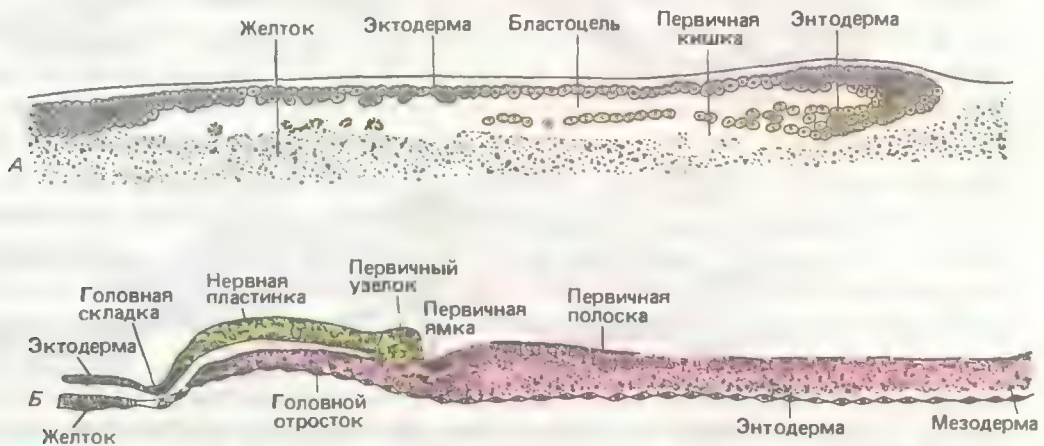
Ранний зародыш планарных, образующийся в результате описанных только что процессов, достиг в основном структуры, характерной для гастрюлы амфибий: его наружная поверхность состоит из кожной и нейральной эктодермы, внутренняя поверхность — из энтодермы, а между ними располагаются мезодермальные ткани со срединной полоской хордомезодермы. Однако из-за лежащей под всем этим большой массы желтка топография зародыша коренным образом



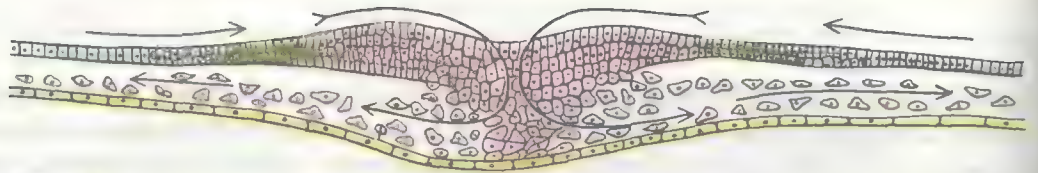
изменена. Лишь на гораздо более поздней стадии развития зародышевые листки полностью окружают желток. А пока что они лишь простираются по его верхней поверхности. Зародыш остается на вентральной стороне, так сказать, «незастегнутым».

Это вворачивание тканей на заднем конце соответствует только активности, наблюдаемой в области спинной губы бластопора у такой формы, как амфибия. Что же служит эквивалентами боковых и брюшной губ бластопора, которые при более простом типе развития участвуют в дальнейшем впячивании мезо- и энтодермального материала и в конце концов покрывают желток на вегетативном полюсе? Их эквивалентами являются края бластодермы, загибающиеся вперед на обеих сторонах гомолога спинной губы. Диск постепенно обрастает желток, пока, наконец, не покроет его полностью (рис. 84, Г). По мере того как эктодермальная поверхность диска распространяется все сильнее, образуя желточный мешок, энтодерма непрерывно дифференцируется по краям диска, образуя внутренний листок, покрывающий желток; между наружным и внутренним листками в мезодермальных компонентах формируются кровеносные сосуды, переносящие питательные вещества из желтка в зародыш.

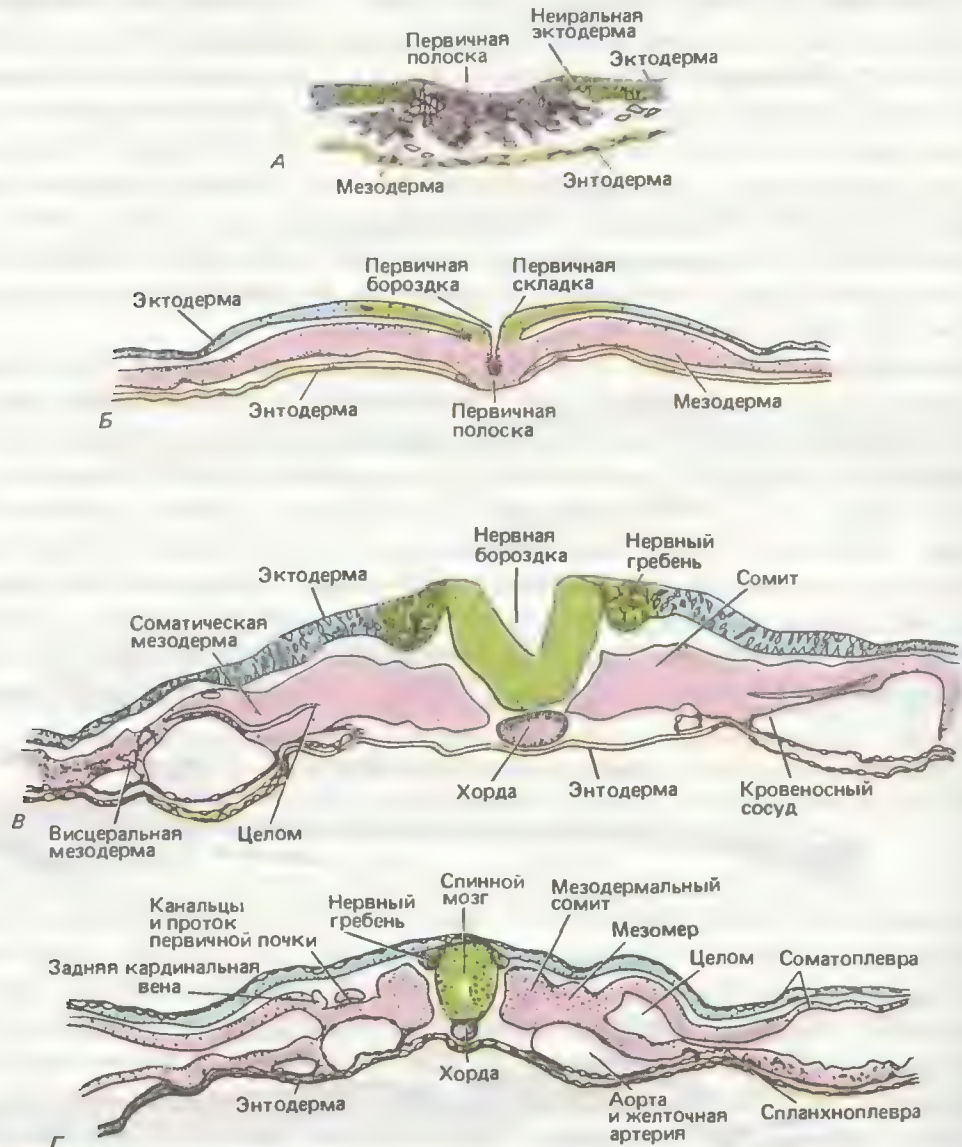
**РЕПТИЛИИ И ПТИЦЫ** (рис. 73—75, 85). У предковых амниот, так же как у акул, яйцо было богато желтком, и они сталкивались с аналогичными трудностями при гастрюляции. Однако полилецитальные яйца возникли в этих двух группах независимо, и проблемы, связанные с гастрюляцией, они решали по-разному. Судя по тому, что можно наблюдать в настоящее время у рептилий и птиц, решение, найденное амниотами, отличается от примитивного типа более радикально, чем путь, избранный пластиножаберными. У хрящевых рыб вворачивание внутрь энтодермы и мезодермы происходит по краю бластодермы, который заменяет им губу бластопора. Амниоты используют край зародышевого диска для образования эктодермы и, быть может, внезародышевой энтодермы, а формирова-



**Рис. 73.** Два продольных среза последовательных стадий развития зародыша птицы, на которых показано течение гастрюляции. А. Стадия, сравнимая со стадией развития акулы на рис. 72, Б, но энтодерма в задней части зародыша не вворачивается, а отслаивается, образуя крышу первичной кишки; кроме того, несмотря на кажущееся сходство, здесь не наблюдается развития бластопора в задней части. Б. Более поздняя стадия, сравнимая с рис. 70, И; позади первичной ямки клетки с поверхности вворачиваются вниз и внутрь (в плоскости рисунка) и распространяются латерально, образуя типичную мезодерму, а перемещаясь вперед от ямки, образуют хорду («головной отросток»).



**Рис. 74.** Поперечный срез первичной полоски на стадии, представленной на рис. 70, И и 73, Б. Мезодерма, как показано стрелками, заворачивается по средней линии вниз, в первичную полоску, а затем распространяется наружу, в обе стороны. Вверху презумптивная нейральная эктодерма перемещается внутрь, к средней линии. (По R. Bellairs, in Marshall, *Biology and Comparative Physiology of Birds*, Academic Press.)



**Рис. 75.** Поперечные срезы куриных зародышей, демонстрирующие последовательные стадии развития мезодермы и нервной трубки. А. Стадия, на которой началось вворачивание мезодермы в первичную полоску. Б. Мезодерма сильно разрослась в обе стороны, расположившись между эктодермой и энтодермой, но дальнейшей дифференцировки еще не произошло (ср. с рис. 74). В. Началось образование целома, разделившее латеральную мезодерму на две части — наружную (соматическую) и внутреннюю (висцеральную). В центре находится хорда, освободившаяся от остальной мезодермы; по обе стороны нервной пластинки образуются нервные валики. Г. Нервные валики сомкнулись, образовав трубку — спинной мозг. Мезодерма разделилась на сомиты, мезомеры (их шейки) и боковую пластинку, которую целом разделяет на внутренний и наружный листки. (Из Arey.)

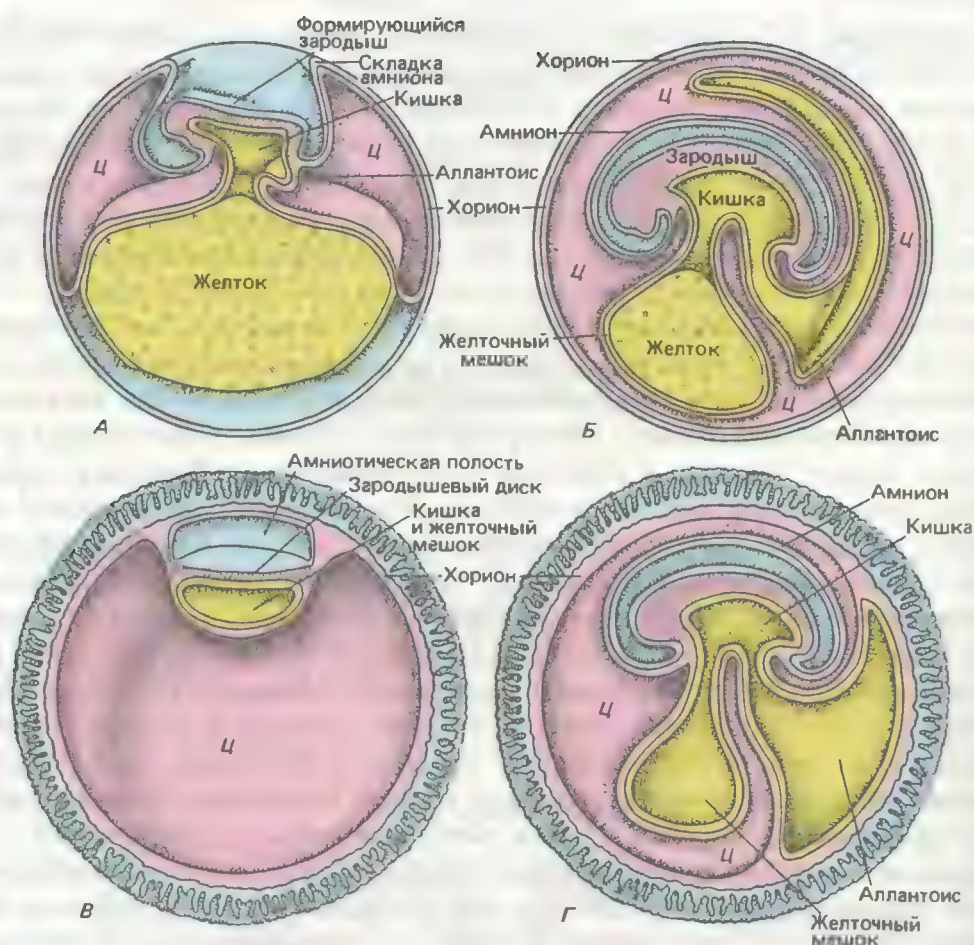
ние мезодермы и, возможно, большей части энтодермы (хотя вопрос этот все еще остается открытым — разные экспериментальные методы дают различные результаты) происходит только в центральной части бластодермы. Кроме того, в общем плане распределения презумптивных участков по поверхности (ср. рис 70, Ж и З) нельзя экспериментально установить местоположение специфических энтодермальных участков. Некоторое количество энтодермы может образоваться путем деламинации (рис. 73, А), но, как уже отмечалось, по вопросу о способе формирования у амниот этого слоя нет единого мнения.

Вворачивание внутрь мезодермальных (а возможно, и энтодермальных) тканей происходит в области причудливо модифицированной разновидности первоначального бластопора — **первичной полосы** (см. рис. 70, И). Она появляется в задней части светлой области (**area pellucida**) растущей бластодермы и распространяется вперед, образуя в конечном счете продольную бороздку, ограниченную параллельными валиками; на ее переднем конце возвышается узелок ткани, под которым находится ямка, направленная вниз и вперед. Как показывают наблюдения и результаты экспериментов, первичная полоска не является неким статичным топографическим признаком; это активный участок, который играет очень важную роль в формировании зародыша, поскольку он принял на себя часть функции своего предшественника — бластопора. Первичная полоска образуется в той части бластодермы, где находятся ткани, дающие в будущем мезодерму. В середине в валики, ограничивающие первичную бороздку, непрерывно перемещаются с обеих сторон мезодермальные клетки; затем эти клетки мигрируют вниз, вдоль центральной бороздки, после чего веерообразно расходятся в стороны, располагаясь подобающим мезодерме образом между листками эктодермы и энтодермы. Хордомезодерма лежит вначале на поверхности, впереди от первичной полосы. Затем она перемещается назад, поворачивает вниз, в передний конец полосы, а далее движется вперед по средней линии, занимая то же положение, которое она занимала первоначально, но только в глубине. Здесь ее клетки образуют дефинитивную хорду, которая растет в длину. Рост ее направлен назад, под поверхностью зародыша, которую занимает теперь нейральная эктодерма. Удлиняясь, хорда включает в себя материал из переднего конца области, которую вначале занимала первичная полоска, тогда как по обе стороны от этой полосы происходит дифференцировка мезодермальных тканей. Таким образом, первичная полоска все больше и больше ограничивается спереди. Однако при продолжающемся вытягивании бластодермы она остается активной на заднем конце, поскольку новые порции мезодермальных тканей заворачиваются вниз, занимая свое место на обеих сторонах с тем, чтобы образовать заднюю часть тела (см. рис. 85, Б и В).

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ.** Гастрюляция у млекопитающих происходит совершенно особым образом. На более поздних стадиях зародыш млекопитающих становится идентичным почти во всех главных отношениях своим амниотным родичам, однако до завершения гастрюляции он все еще совершенно атипичен; он, так сказать, еще «не пришел в себя» от тех «выходок», которые позволял себе вначале. У разных групп млекопитающих гастрюляция протекает по-разному; мы выбрали в качестве примера (как и при описании дробления) способ гастрюляции, характерный для высших приматов.

Бластула, как мы видели, состоит из наружного трофобласта, соприкасающегося с тканями матки, и внутренней клеточной массы. Первая стадия дальней-





**Рис. 76.** А и Б. Образование зародышевых оболочек у рептилий и птиц (передний конец зародыша слева). А. Ранняя стадия. Зародыш несколько приподнят над желтком, но область перехода собственно полости кишки в полость желточного мешка довольно обширна. Желточный мешок не вполне сформирован, так же как складки амниона и хорион; аллантаис едва намечен. Б. Более поздняя стадия; зародышевые оболочки сформированы, и желток уже частично израсходован. В и Г. Соответствующие стадии развития млекопитающих на примере приматов. В. Стадия, следующая за бластулой, изображенной на рис. 68, Д. Внутренняя клеточная масса расщепилась на вентральной стороне, образовав полость кишки (главный результат гастрюляции), и на дорсальной стороне, образовав амниотическую полость. Между этими двумя полостями расположен зародыш в виде диска, в котором формируется первичная полоска, в основном так же, как у рептилий или птиц. Уже появилась мезодерма, и ворсинки хориона вступают в связь с прилежащей стенкой матки. Г. Более поздняя стадия развития млекопитающего, соответствующая позиции Б. Ц — целом.

шего развития состоит в том, что во внутренней клеточной массе, вверху и внизу, образуются полости; эти полости расширяются, так что между ними остается плоский двуслойный пласт клеток (рис. 76, В). Верхняя полость, выстланная эктодермой, — это амнион, а нижняя — желточный мешок, выстланный энтодермой. Эти полости и выстилающий их материал — части системы зародышевых оболочек амниот, которые будут описаны позднее; плоская двуслойная пластинка между ними — бластодерма, в которой предстоит развиваться зародышу. В ней, по-видимому, имеются те же самые потенциальные зародыше-

вые листки, что и в бластодерме рептилий или птиц. Клетки верхней поверхности соответствуют будущей общей кожной (ненейральной) эктодерме, нейральной эктодерме и мезодерме (как хордальной, так и латеральной). Нижняя поверхность, обращенная к желточному мешку, дает энтодерму, которая у млекопитающих, так же как у рептилий и птиц, образуется без помощи бластопора и вворачивания клеток внутрь. Как и у других амниот, на бластодерме появляется первичная полоска (см. рис. 86, А и Б); хордомезодерма и латеральная мезодерма смещаются внутрь и вниз вдоль первичной полоски и располагаются впереди и по бокам между эктодермой и энтодермой, совершенно так же, как у птиц и у рептилий.

## РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ ТРУБКИ И МЕЗОДЕРМЫ

**ОБРАЗОВАНИЕ НЕРВНОЙ ТРУБКИ** После завершения гастрюляции, когда в результате перемещений основные ткани организма — нейральная эктодерма, хордомезодерма и латеральная мезодерма в дополнение к кожной эктодерме и энтодерме — заняли подходящие им места, начинается процесс формирования органов. Ранние стадии развития структур приводят зародыш на стадию **нейрулы**.

На наружной поверхности наиболее заметно появление нервной трубки; стимулом для ее формирования служит присутствие под областью, где она образуется, хордомезодермы. У ланцетника потенциальная нейральная эктодерма занимает обширный овальный участок на спинной и задней поверхности гастрюлы (см. рис. 69, Д и Ж). По обе стороны этого участка на границе между будущей кожной и нейральной эктодермой образуется складка ткани (см. рис. 78). У ланцетника (но не у позвоночных) при образовании этой складки происходит разделение двух типов эктодермы. Края кожной эктодермы с правой и левой сторон нарастают на нейральную область, начиная с заднего конца, и в конечном итоге сходятся, покрывая поверхность тела сплошным слоем «кожи». Под этим слоем боковые края нейроэктодермального листка постепенно заворачиваются на дорсальную сторону и, соединяясь, образуют круглую нервную трубку (см. рис. 78, Е и рис. 79). У ланцетника процесс смыкания трубки начинается в средней части (по длине), откуда продолжается в обоих направлениях. В течение некоторого времени передний конец все еще открывается на поверхности отверстием — **нейропором**. Более занятая ситуация возникает на заднем конце нервной трубки. Здесь складки смыкаются над бластопором (см. рис. 79). Он остается открытым, однако вследствие образования нервной трубки теперь он открывается не на поверхности зародыша, а в задний конец нервной трубки. Таким образом, первичная кишка остается связанной с поверхностью зародыша, однако связь эта не прямая, а через нервный канал и нейропор. Канал, связывающий кишку с нервной трубкой, называется **нервно-кишечным** (canalis neuroentericus). При дальнейшем развитии с появлением хвоста этот канал закрывается, так что нервная трубка и кишка становятся обособленными структурами.

Дифференцировка нейральной эктодермы у большинства позвоночных отличается от описанной для ланцетника (см. рис. 75, В и Г; 77; 83, Б; 84, Б и 85, В). Эктодерма образует на обеих сторонах выступающие вверх складки — **нервные валики**. В конечном счете эти валики встречаются дорсально по средней линии; в каждой складке кожная эктодерма и нейральная эктодерма разделяются и соединяются с соответствующей тканью из другой складки, так что развитие кожи



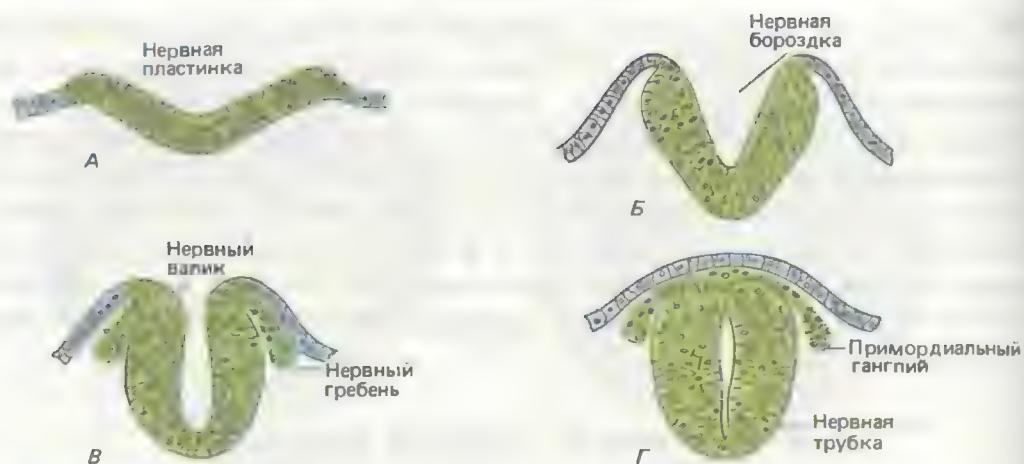
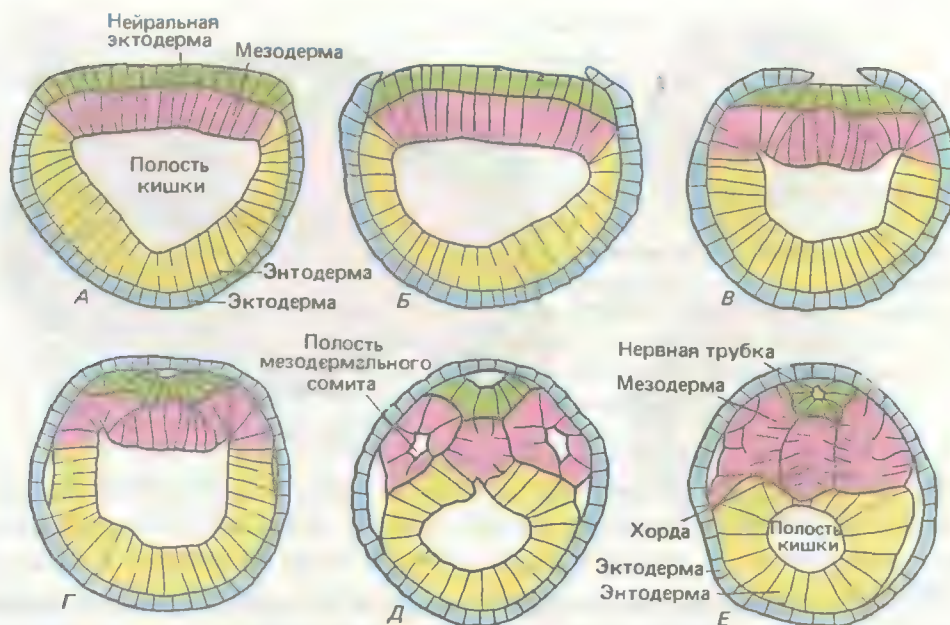


Рис. 77. Образование нервной трубки и нервного гребня у типичного позвоночного (млекопитающего); ряд поперечных срезов на последовательных стадиях развития зародыша. (Из Агеу.)

и нервной трубки завершается одновременно. Конечный результат близок к тому, что наблюдается у ланцетника, хотя и достигается иным путем. В ходе развития нервных валиков они образуют на каждой стороне высокие гребни, от которых по направлению внутрь отщепляются массы клеток. Большая часть этих клеток нервного гребня в дальнейшем входит в состав нервных тканей, но судьба других, как будет показано в последующих главах, чрезвычайно разнообразна. В головном отделе другие элементы будущей нервной системы и органов чувств закладываются в виде плакод — утолщений зародышевой эктодермы латеральной области нервной трубки.

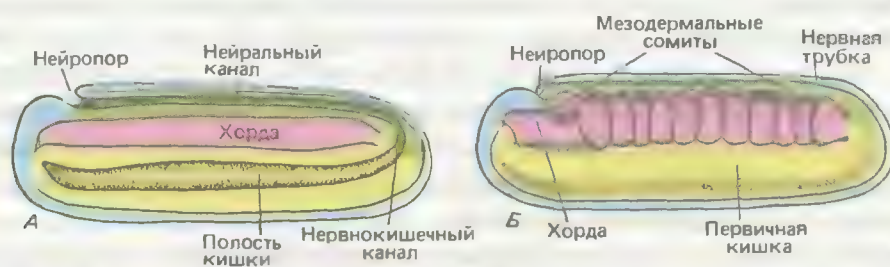
**РАЗВИТИЕ МЕЗОДЕРМЫ.** Мезодерма образует большую часть тела. Эктодерма, если не считать головной и спинной мозг, дает главным образом лишь поверхностную часть кожи. Из энтодермы развиваются печень, поджелудочная железа и тонкая эпителиальная выстилка кишки и ее производных (легкие также энтодермального происхождения, но почти весь их объем составляет воздух). Практически все остальное тело — мышцы, соединительная ткань, большая часть скелета, кровеносная и мочеполовая системы — происходит из мезодермы. Если сравнивать организм с домом, то эктодерма — наружная краска и система проводов, энтодерма — краска и лаки внутренней отделки, обои и, пожалуй, кухонная плита и трубы. Все остальное — каркас, водопровод, канализация, обшивка, перекрытия, полы, дранка и штукатурка — производные мезодермы.

Мы здесь рассматриваем хорду как часть мезодермы в широком смысле этого термина. Многие авторы, однако, считают хордомезодерму отдельной тканью: она, несомненно, обособляется на очень ранней стадии развития в виде длинной полоски клеток, тянущейся над крышей первичной кишки. Хордомезодерма быстро отделяется от пластов мезодермы с обеих сторон и сворачивается, приобретая характерную цилиндрическую форму, так что на срезах она имеет вид кружка (рис. 75, В и Г; рис. 78, В и Е; рис. 79 и 82). У большинства позвоночных во взрослом состоянии хорда сильно редуцирована, но она служит центром, вокруг которого формируются позвонки. Как указывалось выше, ткань хорды индуцирует образование над собой нервной трубки.



**Рис. 78.** Ряд поперечных срезов, на которых видно образование мезодермальных карманов и нервной трубки у ланцетника. Срезы Д и Е несколько схематичны, так как сомиты обеих сторон располагаются поочередно. (По Cerfontaine.)

Помимо хорды у ланцетника из мезодермы развивается ряд расположенных посегментно парных сомитов, в которых с самого начала имеется целомическая полость (рис. 78). У позвоночных, как уже говорилось, дифференцировка мезодермы и образование целома происходят иначе. Вначале мезодерма не сегментирована, а имеет вид двух длинных непрерывных листов, тянущихся по обе стороны между эктодермой и энтодермой, причем никаких полостей, похожих на целомические, в ней в это время нет. В мезолецитальных яйцах мезодерма с каждой стороны приобретает полуцилиндрическую форму, следуя за изгибом образующейся стенки тела на вентральную сторону, а затем в медиальном направлении к средней линии брюха (рис. 71, 80 и 82). В полилецитальных яйцах, в которых зародыш вначале распластан над массой желтка (и у млекопитающих, где развитие происходит по тому же типу, несмотря на отсутствие желтка), мезодерма разрастается в стороны в виде тонкого листка (см. рис. 75) и выходит за пределы собственно тела, участвуя в образовании внезародышевых оболочек. Как



**Рис. 79.** Зародыш ланцетника на стадии, когда нервная трубка сформирована и происходит дифференцировка мезодермы. А. Сагиттальный разрез. Б. Вид сбоку; кожная эктодерма удалена, но внутренние структуры intactны. (По Cerfontaine, Conklin.)





**Рис. 80.** Образование мезодермы у амфибий. А. Гастрюла хвостатой амфибии (поперечный срез через бластопор). Показано вворачивание мезодермы в боковые стенки первичной кишки, что примерно соответствует ситуации у ланцетника, изображенной на рис. 69 В или Г. Б. Более поздняя стадия. Мезодерма вместо образования полых карманов, как у ланцетника (рис. 78), занимает свое промежуточное положение, продвигаясь вниз и вперед между эктодермой и энтодермой. В. Зародыш амфибий на еще более поздней стадии, после того как сформировалась нервная трубка (вид сбоку, кожа удалена). Мезодерма образует длинный непрерывный пласт на обеих сторонах тела. Ее дорсальная часть начинает подразделяться на сомиты. Участок мезодермы, из которого позднее разовьется ткань почки, очерчен прерывистой линией. Боковая пластинка разделяется на переднем конце в результате образования жаберных щелей. (А и Б — по Hamburger; В — по Adelman.)

уже указывалось, зародыш вначале «не застегнут» на брюшной стороне, так что только на одной из поздних стадий, когда листки мезодермы, растущие с двух сторон, встречаются на вентральной поверхности, контуры тела (и находящейся в нем мезодермы) приобретают сходство с соответствующей стадией мезолецитальных яиц.

На этой стадии у всех позвоночных от средней линии дорсальной поверхности кнаружи начинается дифференцировка мезодермы на три части, каждая из которых простирается на всю длину туловища (в головном и хвостовом отделах мезодермы дифференцировка более ограничена). Вблизи нервной трубки и хорды мезодерма утолщается и подразделяется на каждой стороне на продольный ряд кубических структур — **сомитов** (рис. 75, В и Г; рис. 80; рис. 85, В и Г; рис. 86, В), сравнимых с сомитами ланцетника. Это первые признаки истинной сегментации в теле позвоночного, и (помимо сериального расположения жаберных структур, возникающего независимо) сегментация, наблюдаемая в других органах позвоночных, по-видимому, в значительной степени обусловлена сегментарным расположением сомитов.

В пределах каждого сомита обычно на короткое время образуется небольшая целомическая полость, сравнимая с той, которая имеется с самого начала у ланцетника. Вскоре начинается дифференцировка внутри сомита, при которой он теряет свой эпителиальный характер (рис. 81). Наблюдается усиленная

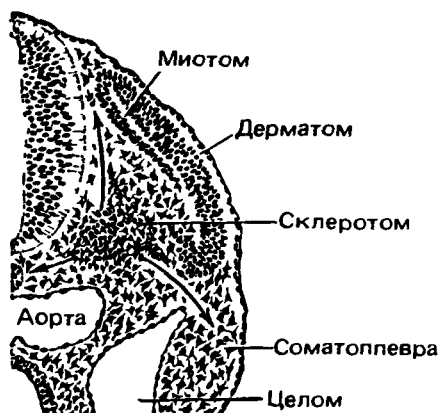


Рис. 81. Фрагмент поперечного среза зародыша млекопитающего. Подразделение сомита на миотом, дерматом и склеротом. Стрелками показаны направления, в которых из склеротома мигрируют клетки мезенхимы, образующие позвонки и ребра. Над крупным сосудом — аортой — видна небольшая хорда, а под аортой — часть стенки первичной кишки. (Из Arey.)

пролиферация клеток вентромедиального угла сомита. Эти клетки образуют вокруг нервной трубки и хорды область, из которой развивается большая часть осевого скелета, в частности позвонки и по крайней мере проксимальные участки ребер; в связи с этим медиальная часть сомита получила название склеротома. Эпителиальный слой на наружной стороне сомита разрушается; пролиферирующие мезенхимные клетки, по-видимому, образуют соединительнотканый слой кожи, и соответственно эта часть сомита была названа дерматомом. Оставшаяся часть сомита, названная миотомом, постепенно дифференцируется и разрастается, образуя поперечнополосатую мускулатуру, развитие которой будет рассмотрено в гл. 9.

Латерально или вентрально по отношению к сомитам расположен небольшой участок промежуточной мезодермы, из которой образуются почечные канальцы и протоки (поэтому его раньше называли **нефротомом**), а также глубокие ткани половых желез. В этой области может наблюдаться сегментация, сравнимая с сегментацией прилегающих к ней сомитов, и образование мезомеров, но часть ткани, из которой развиваются почки, тянется непрерывной полоской по всей или почти по всей длине туловища (рис. 80, В).

За этой сегментированной областью расположен обширный пласт мезодермы, называемый **боковой пластинкой** (рис. 80, В; рис. 82); у мезолецитальных форм он загибается на вентральную поверхность, а у других просто разрастается в латеральных направлениях. Боковая пластинка никогда не сегментируется, если не считать круглоротых. Сначала это сплошной пласт, однако в дальнейшем он расщепляется, и в нем образуется **целомическая полость**, которая у взрослых особей окружает большую часть внутренних органов (рис. 75, В и Г). Мезодерму, лежащую снаружи от целома, и прилегающую к ней эктодерму называют **соматоплеврой**, а внутренний слой мезодермы и прилегающую к ней энтодерму — **спланхноплеврой**.

На протяжении большей части зародышевого развития между эпителиальными листками и скоплениями тканей, из которых формируются основные органы, имеются пространства, заполненные жидкостью. В этих пространствах, однако, обнаружено диффузное переплетение из звездчатых клеток, которые, как полагают, способны во многих случаях к амебоидному движению. Эти клетки образуют **мезенхиму** — эмбриональную соединительную ткань. Большая ее часть возникает за счет пролиферации клеток сомитов, но, кроме того, источником мезенхимы служит боковая пластинка. Оба этих участка относятся к мезодерме,

и, безусловно, мезенхима бывает в основном мезодермального происхождения. Однако в некоторых случаях эктодерма также дает начало мезенхимоподобному материалу, как это делает нервный гребень; энтодерма тоже, по-видимому, способна образовать ткани такого типа, которые обычно возникают из мезенхимы; способность к ее образованию не ограничена лишь одним участком или одним зародышевым листком.

Хотя мезенхима выполняет функцию эмбриональной соединительной ткани, ее активность не ограничивается такой в сущности пассивной и временной ролью. Она обладает очень большой пластичностью. Из мезенхимы образуются соединительные ткани (в том числе ткани скелета — хрящевая и костная) взрослого организма. Она дает начало большей части кровеносной системы — как кровеносным сосудам, так и форменным элементам крови. Большая часть мускулатуры происходит из мезенхимы — все гладкие мышцы, специализированная сердечная мышца и даже значительная часть поперечнополосатых мышц.

### ФОРМА ТЕЛА И ЗАРОДЫШЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ

В начальных разделах этой главы показано, что развитие яйца на стадиях дробления и гастрюляции происходит различными способами. Однако после завершения гастрюляции и обособления мезодермальных и нейральных компонентов оказывается, что, несмотря на разнообразие путей, которыми это достигается, конечный результат один и тот же — закладка отделов тела и потенциальных систем органов по довольно единообразному плану (рис. 82). Дальнейшая судьба этих систем описывается в последующих главах. Поэтому здесь мы не будем подробно рассматривать более поздние стадии развития зародыша, а ограничимся лишь кратким описанием становления дефинитивной формы тела и природы зародышевых оболочек, играющих существенную роль в развитии многих яиц с крупным желтком.

**ПРИМИТИВНЫЕ ФОРМЫ** В описании развития зародыша ланцетника мы остановились на стадии нейрулы, имеющей форму короткого цилиндра. Все дальней-

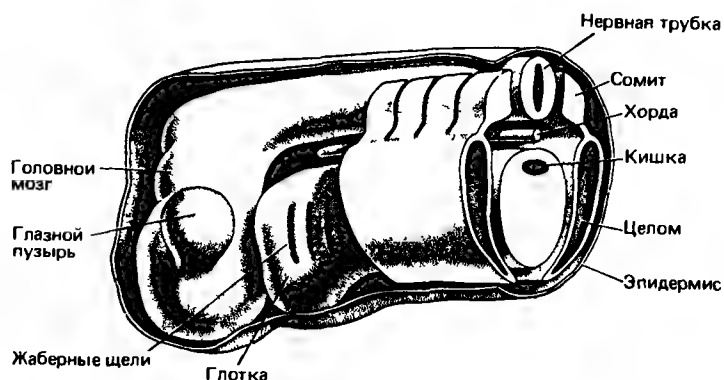


Рис. 82 Реконструкция передней части зародыша после частичной дифференцировки мезодермальных компонентов и нервной системы. У этого зародыша относительно немного желтка; полилецитальная форма имела бы примерно такой же вид, но на вентральной стороне, к которой прилегает масса желтка, зародыш оставался бы незамкнутым. (По Waddington, Principles of Embryology, George Allen and Unwin.)

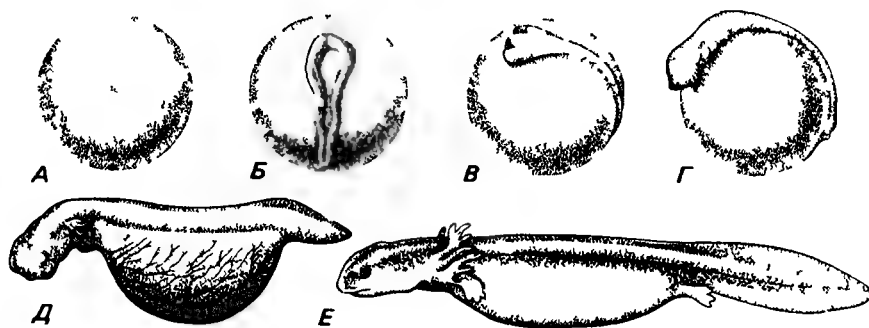


Рис. 81. Развитие формы тела у обладателя мезолецитального яйца хвостатой амфибии — американского протей (*Necturus*) А Поздняя гастрюла, вид сверху, головной конец вверх В Образование нервных валиков В Вид с левой стороны, нервная трубка сформировалась, головной мозг выступает вверх над желточным мешком, который частично заполнен желтком Г Головной и туловищный отделы начинают приобретать типичные очертания на дорсальной стороне Д и Е Постепенное уменьшение наполненного желтком брюха и становление нормальной формы тела На стадии Д появляются наружные жабры и глаза, а на стадии Е — конечности (По Keibel)

шее развитие, если судить по внешнему виду, сводится главным образом к удлинению тела. На переднем его конце образуется ротовое отверстие и сложная глотка с жаберными щелями; на заднем конце тела зарастает нервно-кишечный канал и начинает расти хвост, в который заходят нервная трубка, хорда и многочисленные сомиты У головохордовых ротовое отверстие и жаберные щели развиваются совершенно особым асимметричным образом

У позвоночных с умеренным количеством желтка, таких, как амфибии, миноги и малоспециализированные костные рыбы (рис. 83), нейрула имеет в общем сферическую форму, на дорсальной стороне быстро развивается нервная система, под ней расположено вздутое брюшко, содержащее кишечную полость и массу энтодермальных клеток, растянутых наполняющим их желтком. На переднем конце тела по мере развития головного мозга разрастается головной отдел, на заднем конце позади анального отверстия усиленно развивается хвост, в основном так же, как у ланцетника Вскоре тело достигает формы, немногим отличающейся от формы более поздних личинок рыб или амфибий, если не считать растянутого брюшка, которое по мере поглощения желтка постепенно уменьшается.

**ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ** У организмов, яйца которых богаты желтком, становление формы тела происходит более медленно У пластиножаберных (рис. 84) нейрула представляет собой всего лишь плоский диск, лежащий на объемистом желтке, а «главную ось» организации тела определяет нервная трубка, лежащая над хордой. На переднем конце тела развивающийся головной мозг выступает вперед над поверхностью желтка, вокруг него образуются складки эктодермы, а передний конец пищеварительного тракта приобретает трубчатую форму, отделяясь от желточной полости. На заднем конце тело зародыша также приподнимается над желтком по мере развития почки хвоста, только в средней части тела кишка еще долгое время остается связанной с массой желтка. Тем временем края бластодермы продолжают нарастать на желток, и в конечном счете он оказывается полностью заключенным в желточный мешок, полость которого представляет собой по существу внезародышевую часть кишки Нарастая на желток, край

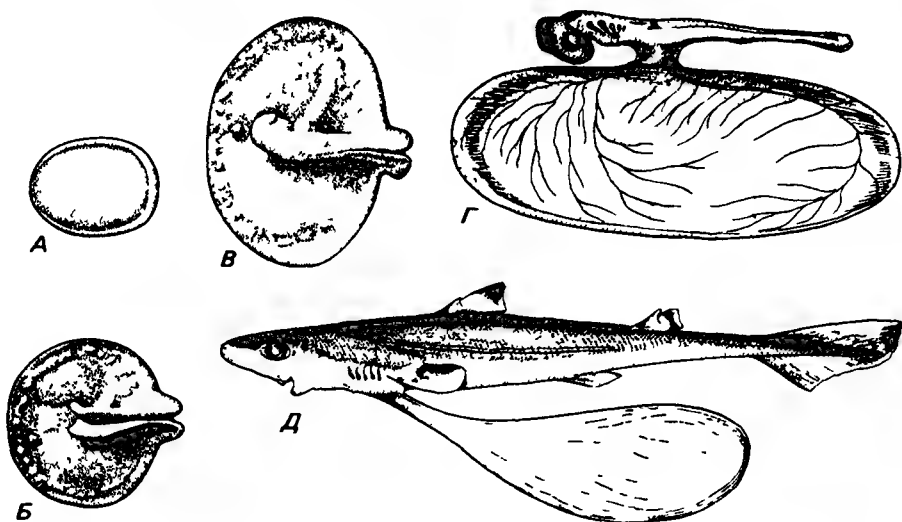


Рис. 84. Развитие формы тела у акулы. А — В. Бластодиск, из которого образуется зародыш (вид с дорсальной стороны); лежащий под диском желток не изображен. А. Зародышевый диск на стадии гастрюляции; энтодерма заворачивается под утолщенные задний и боковые края (ср. с рис. 72, Б). Б. Зародышевый диск разрастается, и на его верхней поверхности образуются нервные валики. В. Нервные валики сомкнулись, если не считать заднего конца, продолжающего расти; тело зародыша приподнимается над желтком, и в нем можно различить головной отдел и сомиты. Г. Желточный мешок полностью сформирован, и зародыш соединяется с ним пупочным канатиком; видны глаза и жаберные щели. Д. Малек достиг почти нормальной формы, если не считать еще сохраняющегося, но относительно небольшого желточного мешка. (По Ziegler, Dean.)

бластодермы непрерывно дифференцируется: эктодермальное покрытие растягивается, энтодермальный слой остается обращенным к желтку, а между ними лежит мезодерма с образующимися в ней кровеносными сосудами. Желток постепенно переваривается и переносится этими сосудами в зародыш; желточный мешок истощается и в конечном итоге рассасывается. Кроме того, у живородящих пластиножаберных имеются специальные структуры, с помощью которых развивающиеся в матке мальки получают питательные вещества от матери.

У зародышей многих костистых рыб имеется желточный мешок, внешне похожий на желточный мешок пластиножаберных. Однако он образуется иным способом, совершенно отделен от первичной кишки и не имеет энтодермальной выстилки.

**РЕПТИЛИИ И ПТИЦЫ** (рис. 85). Покрытое скорлупой яйцо амниот возникло в процессе эволюции как структура, в которой в отличие от яиц низших позвоночных развитие может и в сущности должно протекать не в воде, а на суше. Помимо скорлупы, несущей защитные функции, зародыш амниот окружен рядом оболочек, которые не только защищают его, но способствуют его метаболической активности. К этим оболочкам относятся желточный мешок, амнион и аллантоис (см. рис. 76, А и Б).

У рептилий и птиц желточный мешок образуется примерно так же, как у акул. Энтодерма, если начать с нее, представляет собой уплощенный пласт клеток, лежащий поверх желтка наподобие шапочки; постепенно разрастаясь, энтодерма образует мешок, почти полностью включающий в себя желток; разрастание

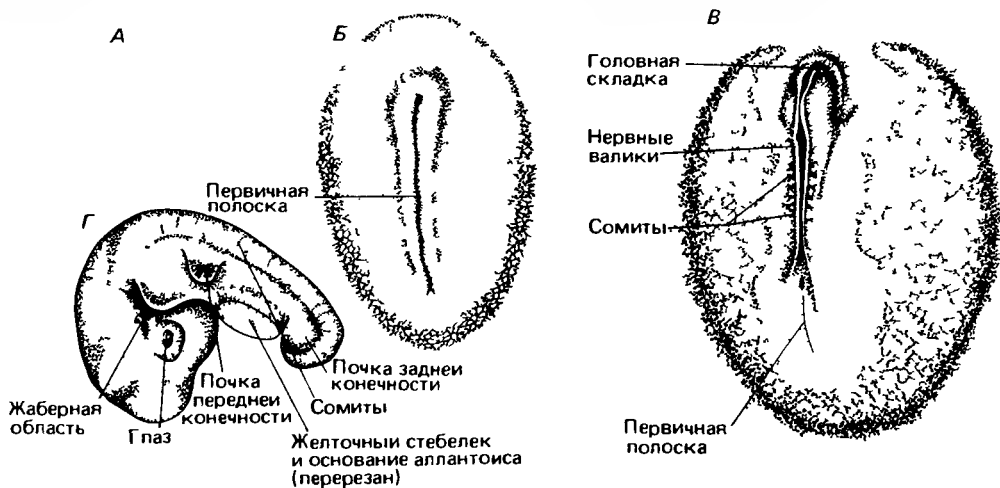


Рис. 75. Некоторые стадии развития амниот на примере зародышей рептилии и птицы  
 А Небольшой зародышевый диск, расположенный на верхней поверхности желтка Б Формирование первичной полоски и удлинение зародышевого диска (ср с рис 70, И рис 73, Б, рис 74 и 75) В Зародыш растет, прикрывая все большую часть желтка, его голова приподнимается над поверхностью желтка, появляются нервные валики и сомиты, первичная полоска, относительные размеры которой уменьшились, все еще играет активную роль в формировании заднего отдела зародыша Г Значительно более поздняя стадия (вид сбоку), сопоставимая с рис 76, Б Зародыш связан с желтком только желточным стебельком (перерезан) Уже сформированы многие структуры головы и туловища и появились почки конечностей (Б и В — по Huettner)

энтодермы сопровождается разрастанием мезодермы, в которой развиваются кровеносные сосуды, по которым питательные вещества из желточного мешка доставляются зародышу. Связь желточного мешка с зародышем осуществляется через тонкий стебелек.

У акул эктодерма, лежащая за пределами зародыша, разрастается книзу, окружая желточный мешок — единственную структуру, находящуюся вне собственно зародыша. У амниот дело обстоит сложнее: эта внезародышевая эктодерма (сопровождаемая мезодермой) не прямо переходит в оболочки желточного мешка, а дает начало двум другим оболочкам. Она образует складки, растущие вверх над развивающимся зародышем; затем края складок срастаются, так что получается замкнутый мешок — **амнион** (amnion). Его полость заполнена жидкостью, создавая миниатюрное подобие прежней водной среды, необходимой для развития зародыша. Снаружи эктодермальный слой с примыкающим к нему слоем мезодермы разрастается и окружает почти все части зародыша защитной оболочкой — **хорионом** (chorion).

По мере сжатия места соединения между желточным мешком и кишкой в тонкий стебелек, остальная часть кишки приобретает трубчатую форму. Вскоре, однако, в заднем конце кишки образуется вырост, состоящий из энтодермы и мезодермы. Этот вырост, названный **аллантаисом** (allantois), быстро растет, превращаясь в большой мешок, который почти на всем протяжении хориона подстилает его и соединен с ним. Почки зародыша начинают функционировать на довольно ранней стадии, и обширная полость аллантаоиса выполняет роль мочевого пузыря; создается впечатление, что аллантаис возникает в порядке



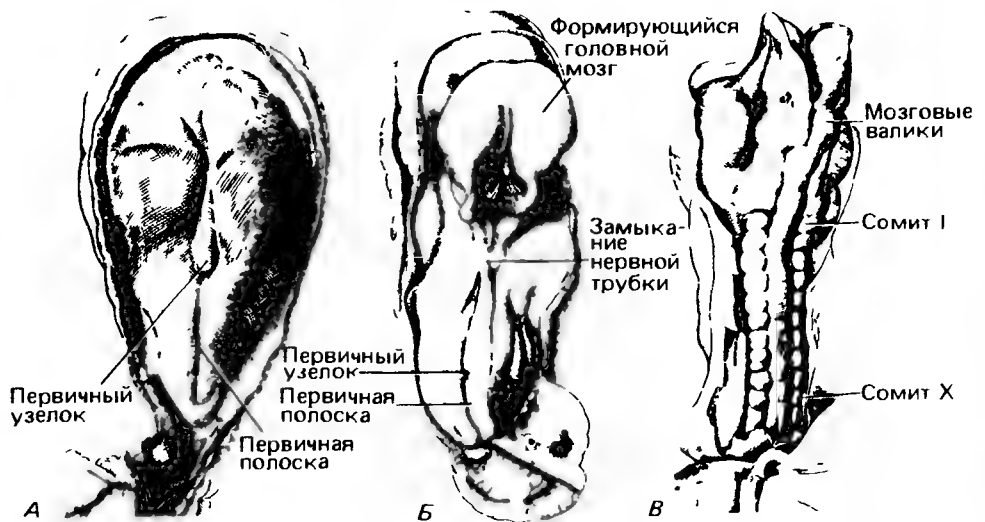


Рис. 84. Несколько ранних стадий развития зародыша человека в качестве примера развития млекопитающих. Все три зародыша изображены со спинной стороны; зародышевые оболочки удалены. А. Стадия первичной полоски, соответствующая зародышу рептилии или птицы на рис. 85, В. Б. Более поздняя стадия, на которой первичная полоска все еще сохраняет активность на заднем конце зародыша, а ближе к переднему концу формируется нервная трубка. Эта стадия сравнима с зародышем акулы на рис. 84, В, но менее продвинута, чем зародыш птицы на рис. 85, В. В. Еще более поздняя стадия; нервная трубка почти полностью замкнулась, а сомиты хорошо развиты. (По Heuser, West, Corner.)

«преждевременного» развития мочевого пузыря у зародыша. Мочевой пузырь имеется у взрослых амфибий, но не развит сколько-нибудь заметным образом у их зародышей. Не менее важную функцию аллантоис выполняет у зародышей рептилий или птиц в качестве органа дыхания. Хориоаллантоис, образующийся в результате слияния хориона и аллантоиса, действует как дыхательная поверхность, поглощающая кислород, поступающий через пористую скорлупу; кровеносные сосуды в стенках аллантоиса доставляют кислород зародышу и удаляют двуокись углерода. После образования этих оболочек зародыш начинает приобретать надлежащую форму и растет в расширяющейся амниотической полости (рис. 76, Б).

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ** (рис. 76, В и Г; рис. 86 и 87). Выше уже говорилось о том, что процессы раннего развития у млекопитающих отличаются большим разнообразием. У приматов, которых мы выбрали в качестве примера, в порядке подготовки к гастрюляции образуются полости, лежащие над и под зародышевым диском во внутренней клеточной массе развивающегося яйца. Эти полости сравнимы с амниотической полостью и полостью желточного мешка у рептилий и птиц, но вследствие преждевременного развития трофобласта события происходят здесь в совершенно ином порядке. Бластодерма, расположенная между амниотической полостью и полостью желточного мешка, соединяется сзади стебельком из мезодермальных клеток с поверхностно расположенным трофобластом. Вдоль этого стебелька образуется вырост кишки, разрастающийся в аллантоисный мешок, который располагается под трофобластом. Мезодермальные ткани, в которых развиваются кровеносные сосуды, обеспечивающие крово-

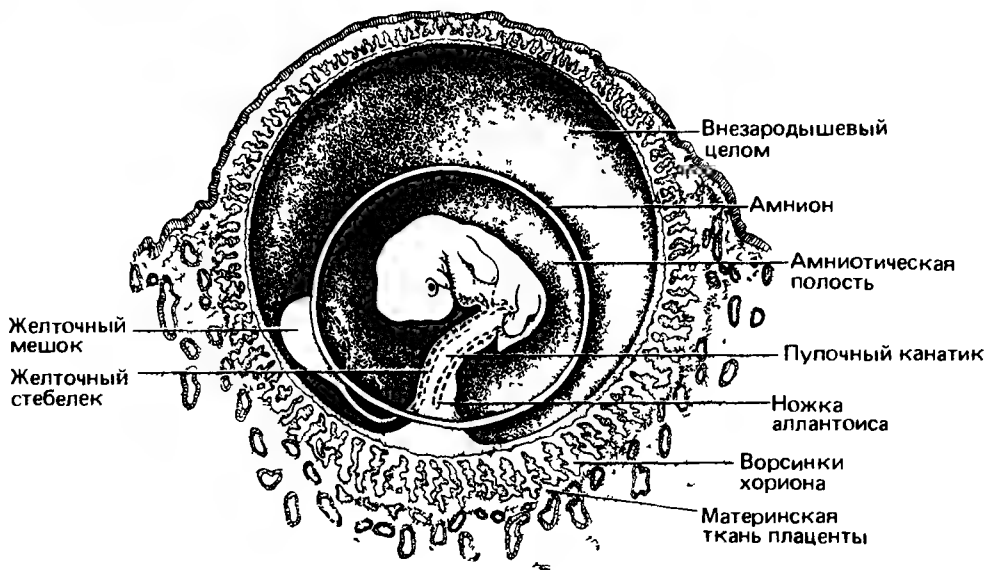


Схема зародыша примата, развивающегося внутри окружающих его оболочек. На изображенной здесь стадии зародыш уже хорошо сформирован, хотя размеры его еще очень малы.

обращение зародыша, укрепляют энтодермальную выстилку желточного мешка и аллантоиса; мезодерма укрепляет эктодерму, образуя вместе с ней прочный амнион, и одевает трофобласт изнутри, образуя хорион, сравнимый с хорионом рептилий. В конечном итоге млекопитающее получает, хотя и другим путем, ряд зародышевых оболочек, вполне сопоставимых с оболочками их рептильных предков.

Конечно, имеются и заметные различия; желточный мешок не содержит желтка, если не считать самых примитивных млекопитающих, и, как отмечалось выше, из наружных оболочек образуется плацента. Подобно зародышам рептилий и птиц растущий зародыш млекопитающего постепенно приобретает соответствующую форму, отделяясь при этом от желточного мешка (рис. 87). В конце концов он остается связанным с другими структурами только узким пупочным канатиком. Этот канатик окружен амниотической эктодермой и содержит стебельки, соединяющие зародыш с желточным мешком и аллантоисом, а также мезодермальные ткани и кровеносные сосуды, связанные с этими структурами.

Главное различие между типичным млекопитающим и другими амниотами — развитие плаценты, через которую зародыш получает из материнского организма питательные вещества и кислород и выделяет конечные продукты обмена. Эта характерная для млекопитающих структура образуется в результате тесного объединения зародышевых оболочек и окружающих тканей матки. Главный компонент плаценты, принадлежащий зародышу, это хорион, образующийся из трофобласта и укрепляющих его мезодермальных тканей. От наружной поверхности хориона отходят пальцевидные выросты, врастающие в ткани матки. Эти выросты, называемые ворсинками, различаются по величине, расположению и способу соединения со стенками матки. В разных группах млекопитающих можно встретить плаценты различных типов, однако этого мы здесь касаться не будем.

В процессе роста зародыша размеры плаценты и ее сложность возрастают. Плацента обильно снабжена кровеносными сосудами матери и зародыша; по этим сосудам непрерывно происходит обмен между матерью и зародышем. Важно, однако, отметить, что кровяные русла матери и зародыша никогда не вступают в непосредственный контакт; они всегда разделены мембраной, через которую легко проходят небольшие молекулы, но не могут пройти ни белки крови, ни ее форменные элементы. Иногда может произойти «утечка» из одного кровотока в другой, но это относится к области патологии и может создать серьезные проблемы.

Хорион — единственная часть плаценты, образующаяся за счет зародыша (причем на поздних стадиях развития он может исчезнуть). Эта оболочка не сообщается непосредственно с находящимся в ней зародышем; необходимы какие-то механизмы, обеспечивающие свободный ток крови от зародыша к плаценте и в обратном направлении. У большинства сумчатых желточный мешок прилегает к внутренней поверхности хориона, а его мезодерма образует кровеносные сосуды, которые делают возможным такой ток; в некоторых группах высших млекопитающих, таких, как грызуны, в известной мере сохраняется желточный тип плаценты. Однако почти у всех высших форм доминирующую роль в обмене между зародышем и материнским организмом играет аллантоидная плацента. У рептилий и птиц аллантоис простирается почти по всей внешней поверхности, подстилая хорион и тесно соединяясь с ним. У этих двух групп кровеносные сосуды аллантоиса играют важнейшую роль, перенося кислород и двуокись углерода от поверхности к зародышу и обратно. У большинства млекопитающих аллантоис также располагается под хорионом в качестве составной части плаценты; его сосуды выполняют здесь жизненно важную функцию, доставляя питательные вещества и кислород зародышу и унося двуокись углерода и конечные продукты обмена к кровяному руслу матери. Хотя такая плацента характерна для высших млекопитающих, у других форм также возникли более или менее сходные адаптации. У пластиножаберных эти адаптации совершенно иного происхождения, но у некоторых ящериц и змей встречается хориоаллантоидная плацента, редукция желтка и другие черты, которые обычно считаются характерными для млекопитающих.

**ЛИЧИНКИ.** У амниот и акулых рыб, яйца которых богаты желтком и поэтому могут обеспечить зародыш обильной пищей, процесс развития более или менее непосредственно ведет к появлению дефинитивных структур; малек в момент появления на свет представляет собой маленькую копию взрослой особи, которая вскоре становится способной, хотя и в скромных масштабах, обеспечивать себя всем необходимым, подобно своим родителям. Однако у ряда обитающих в воде низших позвоночных, таких, как миноги, многие костные рыбы и амфибии, дело обстоит иначе. У этих форм количество желтка, которым располагает зародыш, ограничено, и молодь при вылуплении имеет очень небольшие размеры. На этой стадии молодые особи во многих случаях неспособны вести образ жизни, свойственный взрослым особям, и вследствие своих малых размеров подвержены опасностям, которые не угрожают взрослым. В таких обстоятельствах следует ожидать, что молодые особи часто должны сильно отличаться по образу жизни от взрослых; и в самом деле они нередко живут в иной среде, потребляют пищу иного типа, и у них развиваются временные структуры, соответствующие их потребностям, которые могут резко отличаться

от потребностей взрослых животных. Таким образом, в процесс индивидуального развития вводится **личиночная стадия**. В процессе роста личиночные признаки в конечном счете утрачиваются, особь приобретает дефинитивные структуры и переходит к взрослому образу жизни — происходит **метаморфоз** (в котором часто важную роль играют гормоны щитовидной железы). Хорошо знакомым примером личиночной стадии служит головастик лягушки или жабы. Личинки хвостатых амфибий также живут в воде и дышат жабрами, но большинство видов после метаморфоза теряет жабры и переходит к более наземному образу жизни. Однако у некоторых форм метаморфоз происходит лишь частично или вообще не происходит; примерами служат американский протей (*Necturus*), обитающий в реках Среднего Запада США, и аксолотль, обитающий в Мексике. У многих костистых рыб имеется личиночная стадия; особенно резко отличается от взрослой стадии прозрачная листовидная личинка угря, обитающая в открытом океане, о связи которой с взрослой формой долгое время даже не подозревали. Взрослая морская минога — это крупная хищная форма; а ее маленькая личинка — пескоройка — ведет малоподвижный образ жизни на дне рек, питаясь микроскопическими организмами, которых она отфильтровывает из ила.

### РЕГЕНЕРАЦИЯ

При описании развития мы более или менее молчаливо допускали, что органы и ткани, после того как они окончательно дифференцировались, остаются неизменными, т. е. они создаются раз и навсегда. Однако во многих случаях это, конечно, далеко не так. Даже при самых нормальных условиях существования клетки крови постоянно замещаются; может сбрасываться и восстанавливаться волосная и перьевая покровы; могут шелушиться и обновляться клетки кожи; могут обновляться зубы и некоторые другие структуры. Кроме того, важные ткани или органы могут разрушиться в результате несчастного случая или болезни. В подобных ситуациях нередко происходит регенерация утраченных структур; таким образом, развитие характерно не только для зародышей и молодых особей, но продолжается до некоторой степени в течение всей жизни особи.

Млекопитающие и птицы не отличаются особенно большими способностями к регенерации, но тем не менее у них возможна регенерация обширных участков эпидермиса; возможно также восстановление поврежденных кровеносных сосудов и нервных волокон (но не нервных клеток в целом) и разрушенной ткани печени. У низших четвероногих способность к регенерации выражена гораздо сильнее. У многих ящериц легко обламывается большая часть хвоста и так же легко отрастает вновь (хотя первоначальная структура никогда не восстанавливается полностью). Наиболее лабильны в смысле регенерации хвостатые амфибии, у которых после ампутации может отрасти целая новая конечность.

### МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

В предыдущих разделах этой главы была описана упорядоченная последовательность событий, происходящих в процессе развития позвоночного, но ничего не было сказано о том, *почему* они происходят. А между тем ответ на

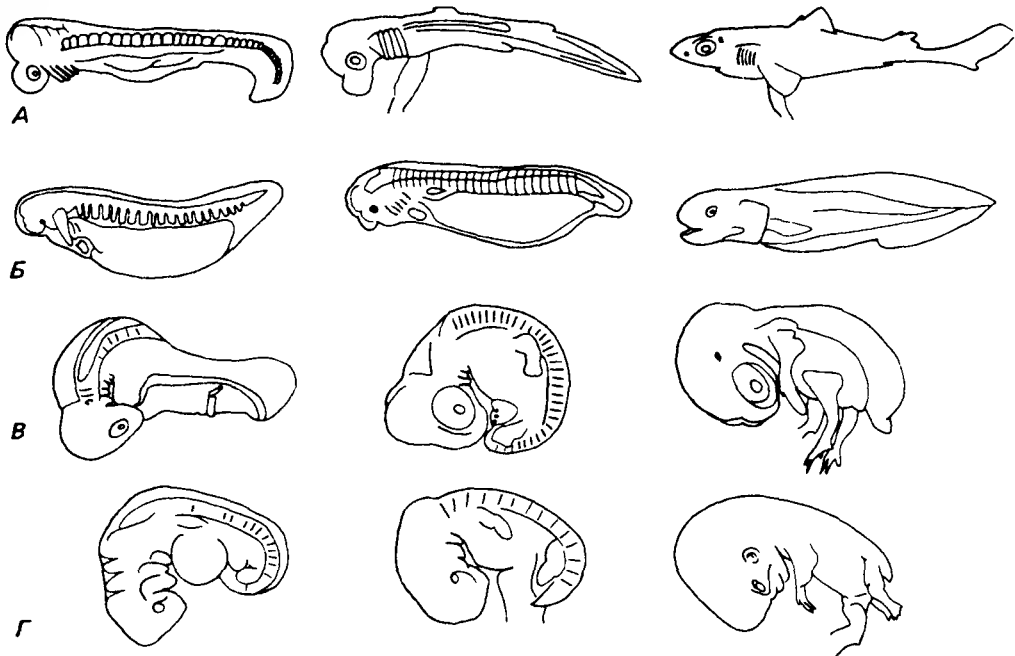
этот вопрос чрезвычайно интересует современных эмбриологов. Развитие сложной взрослой особи из яйца, кажущегося таким простым, вещь настолько привычная, что мы воспринимаем его как нечто само собой разумеющееся. Если в этом процессе, который в норме строго отрегулирован, возникают какие-то нарушения, приводящие к тем или иным аномалиям, то это вызывает у нас удивление или беспокойство. На самом же деле нам следовало бы восхищаться тем, что обычно процессы развития протекают столь эффективно, да и просто тем, что они вообще возможны. Большая часть крупных событий в эмбриологии позвоночных хорошо известна, но механизмы развития во многом все еще остаются тайной. Однако новые приборы и новые методы делают возможным изучение роли и способов воздействия генов на дифференцировку многих разнообразных клеток в процессе эмбрионального развития. Кроме того, изучение перемещения клеток и других типов их поведения позволяет лучше понять, как различные клетки, организуясь и располагаясь в определенном порядке, образуют ткани и органы данного животного. Подобные исследования рассматриваются в любом современном учебнике эмбриологии. Работы эти интересны и важны для изучения анатомии, однако за недостатком места дать их обзор мы здесь не сможем.

## ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ

Даже на заре эмбриологических исследований, т. е. более полутора столетия назад, было замечено, что животные, сильно различающиеся во взрослом состоянии, сходны по строению и внешнему виду на стадии зародышей, и что зародыши «высших» позвоночных часто обладают признаками, резко отличными от признаков взрослых особей, но сходными с теми, которые можно видеть у представителей «низших» групп. На основе таких наблюдений возникла идея о биогенетическом «законе», гласящем, что в индивидуальном развитии — онтогенезе — повторяется история данного вида — филогенез; иными словами, что животное в своем развитии взбирается на собственное родословное древо, а последовательные стадии развития зародыша соответствуют взрослым стадиям предковых типов.

Создателем биогенетического «закона» в его крайнем выражении был немецкий биолог Геккель, полагавший, что с его помощью удастся разрешить почти все эволюционные проблемы. Идеи Геккеля восходят к более ранним работам Бэра, значение которых, однако, сам Бэр не переоценивал. «Законы» Бэра сформулированы в следующих четырех положениях: 1) в процессе индивидуального развития общие признаки появляются раньше, чем частные; 2) частные признаки развиваются из общих; 3) в процессе развития животные постепенно все больше дивергируют от родственных форм; 4) на ранних стадиях развития животные бывают сходны с аналогичными стадиями развития (но не со взрослыми стадиями) более примитивных форм.

На протяжении многих десятилетий биогенетический «закон» оставался важным фактором, стимулировавшим эмбриологические исследования и изучение гомологий. Но в дальнейшем оказалось, что он справедлив лишь наполовину. Зародыш млекопитающего на ранних стадиях во многом похож на рыбу; у него есть, например, ясно выраженные «жабры», которые, конечно, впоследствии редуцируются или модифицируются (рис. 88), однако он мало похож на взрослую рыбу. Его «жабры» — это жаберные мешки, имеющиеся у зародыша рыбы:



Зародыши некоторых позвоночных *слева* — ранние стадии, *в середине* — промежуточные, *справа* — поздние Ряд А Акула (*Squalus*) Ряд Б Двоякодышащая рыба *Neoceratodus* Ряд В Курица (*Gallus*) Ряд Г Человек (*Homo*) Обратите внимание на то, что, как отмечал Бэр, все ранние стадии очень сходны, а на поздних стадиях сходство гораздо слабее Ранние стадии эволюционно более продвинутых форм не похожи, вопреки утверждению Геккеля, на взрослые стадии более примитивных форм

они не открываются на поверхности тела как жаберные щели взрослых рыб, и в них никогда не развиваются жаберные лепестки. В сущности, как отметил Бэр более 150 лет назад, зародыш млекопитающего похож на зародыш рыбы, а не на взрослую рыбу. Возможно, что иногда прогрессивная эволюция шла по пути наслаивания одной взрослой стадии на другую в процессе индивидуального развития. Создается, однако, впечатление, что происхождение новых форм гораздо чаще бывает связано с возникающим в какой-то точке отклонением от прежней последовательности событий, в результате чего взрослая особь приходит к новому дефинитивному состоянию.

Процесс развития обычно консервативен, поскольку отклонение от старых испытанных и надежных способов чаще всего приводит к неудачам и гибели. Вследствие этого характер развития у форм, связанных лишь отдаленным родством, может быть во многом сложным, и развитие может следовать окольным путем, сохранив некоторые признаки структур, которые когда-то имелись у взрослых особей предковых форм, но теперь никогда не достигают зрелости. Онтогенез повторяет многие важные этапы, которые были характерны для развития предковых форм; особенно велика вероятность повторения у производной формы тех черт развития, которые в структурном или функциональном отношении полезны для ее собственного развития.

Зародыши, так же как и взрослые особи, часто и даже обычно изменяются в соответствии с той средой, в которой они обитают, и такие изменения могут привести к возникновению эмбриональных структур, которых никогда не было

у взрослых особей ни на одной из более низких ступеней филогенеза. У личиночных форм, как отмечалось ранее, обычно бывает много признаков такого рода. Другой пример: у первых амниот в процессе эволюции возникло яйцо, одетое скорлупой, содержащее запас питательных веществ в виде большой массы желтка, и зародышевые оболочки, способствующие более эффективному развитию; конечно, ни у одного из предков амниот во взрослом состоянии не свисал с брюха желточный мешок и ни один из них не был заключен в амниотическую оболочку или в относительно твердую скорлупу.

В общем предковый тип развития повторяется без изменений или, самое большее, подвергается постепенным изменениям, однако иногда возникают резкие модификации развития, связанные, вероятно, с какими-то остро необходимыми адаптивными требованиями, и в этих случаях поздние зародышевые стадии достигаются иным путем, а не таким, как у предковых форм. Мы видели, что в яйцах амниот с крупным желтком способы гастрюляции и образования энтодермы коренным образом отличаются от прежних; правда эти способы приводят к той же цели, но другим путем. Еще одним ярким примером служат ранние стадии развития млекопитающих. У других амниот зародышевые оболочки образуются ясным «логичным» способом. Процесс формирования оболочек у млекопитающих резко отличается от аналогичного процесса у их рептильных предков, но приводит к тому же конечному результату. Однако даже в этом процессе сохраняются некоторые странные признаки: желточный мешок нам совершенно не нужен, но тем не менее он образуется, а затем исчезает.

### ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ

Описывая развитие, мы делали упор на раннюю дифференцировку и разделение основных структурных элементов, из которых строится тело взрослого животного. Теория зародышевых листков была одной из первых и притом весьма полезных и плодотворных концепций эмбриологии. На ранних стадиях развития зародыша в нем можно различить два слоя, потенциально детерминированных еще в яйце — эктодерму и энтодерму, которые в общем сравнимы с наружным и внутренним слоями, из которых состоит все тело кишечнополостных. Вскоре начинает обособляться третий, промежуточный, зародышевый листок — мезодерма, из которой у позвоночных, так же как и у всех беспозвоночных, стоящих выше кишечнополостных, образуется большая часть тела. В этой главе мы придерживаемся концепции зародышевых листков, хотя и подчеркиваем раннее разделение эктодермы на кожную (ненейральную) и нейральную.

У взрослого позвоночного в большинстве случаев нетрудно установить, из какого зародышевого листка произошел данный компонент того или иного органа или системы органов. Здесь мы перечислим лишь главные производные разных зародышевых листков, а подробности и отклонения будут рассмотрены в последующих главах.

*Кожная (общая, ненейральная) эктодерма:* поверхностный (эпителиальный) слой (эпидермис) кожи, покрывающий тело снаружи и заходящий внутрь на обоих концах пищеварительного тракта, выстилая ротовую полость и область клоаки; производные эпидермиса — волосы, перья, кожные железы (млечные, потовые и т. п.); сенсорный эпителий полости носа и внутреннего уха: хрусталик глаза; зубная эмаль.

*Нейральная эктодерма:* почти вся нервная система; сетчатка глаза. Нервный гребень дает сенсорные ганглии нервной системы и некоторые ненейральные структуры (большая часть черепа, пигментные клетки).

*Мезодерма:* соединительная ткань и большая часть скелета; мышцы, сосудистая система; большая часть мочеполовой системы; выстилка целомических полостей; брыжейки, хорда.

*Энтодерма:* выстилка большей части пищеварительного тракта и ткани связанных с ней органов (печень, поджелудочная железа); большая часть ряда эндокринных желез (тимус, паращитовидные железы, щитовидная железа); большая часть жаберных лепестков низших позвоночных и вся выстилка дыхательной системы высших форм, дышащих легкими; концевые участки мочевых и половых путей.

Поскольку в общем происхождение различных дефинитивных тканей соответствует приведенной здесь системе, многие эмбриологи на протяжении многих десятилетий были убеждены в абсолютной специфичности их происхождения. Однако ряд наблюдений и экспериментальных работ, проведенных за последнее время, поколебали эту уверенность. Оказалось, например, что, хотя большая часть скелета возникает ортодоксальным образом из мезодермальной мезенхимы, некоторые хрящи и кости головы и шеи происходят из клеток нервного гребня, который в остальном дает главным образом нейральные структуры; что выстилка жабер может образоваться либо из эктодермы, либо из энтодермы; что участки зародыша, из которых обычно развивается спинной мозг, если их пересадить, могут образовать кожу и наоборот. В результате некоторые исследователи стали склоняться к тому, чтобы вовсе отказаться от концепции зародышевых листков. Такое решение, однако, нельзя считать оправданным. Как уже говорилось, судьба клетки зависит от тех потенциалов, которыми она обладает на каждой данной стадии развития, и от тех воздействий, которые она испытывает. Но в общем в условиях нормального развития перемещения клеток и распределение тканевых компонентов в зародыше происходят по вполне определенному плану. Концепция зародышевых листков и связанная с ней терминология полезны хотя бы для описания топографии развития. Более того, экспериментальными исследованиями установлено, что, хотя на ранних стадиях развития различные участки зародышевых листков мало дифференцированы, на более поздних стадиях потенциалы различных участков ограничиваются все сильнее. Перспективная судьба зародышевых листков и их дополнительных областей при нормальном развитии в общем соответствует представлениям об их перспективных потенциалах, установленным экспериментальным путем.



## Глава 6

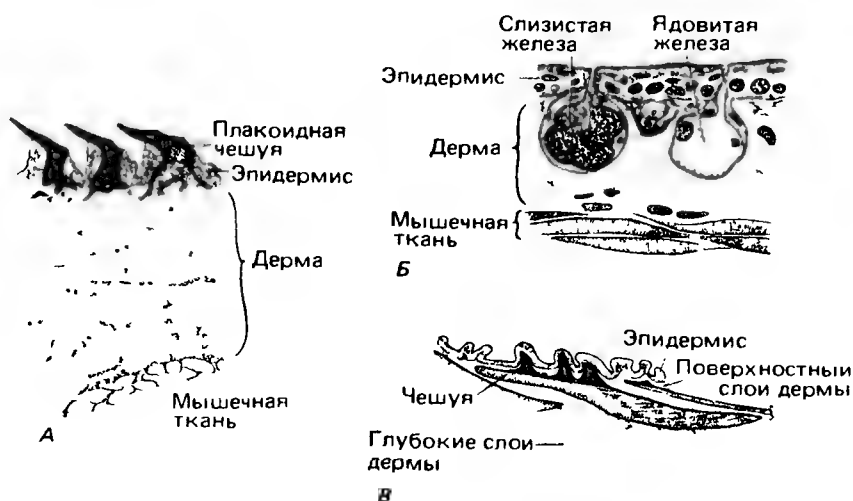
### КОЖА

**ФУНКЦИИ КОЖИ** Покрывающая всю поверхность тела кожа с ее производными (*integument*) представляет собой систему, выполняющую в организме разнообразные и важные функции, в том числе защитные. Прочная «шкура» многих позвоночных, часто укрепленная кожными чешуями или костями, служит защитой от механических повреждений и от нападений хищников: последнюю функцию могут выполнять образованный чешуями панцирь, покровительственная окраска, помогающая стать незаметным, рога и когти для активной защиты и другие структуры подобного рода. Кожа создает сплошную преграду, препятствующую проникновению в организм бактерий и других микроорганизмов. Будучи чехлом, изолирующим внутренние структуры от внешней среды, кожа способна противостоять физическим или химическим воздействиям, нарушающим жизнедеятельность организма. Она участвует в регуляции водного баланса, препятствуя слишком большим потерям воды у морских или наземных позвоночных и чрезмерному ее поглощению обитателями пресных вод. Пигменты кожи защищают более глубокие ткани от ультрафиолетовых лучей, вредных для организма. Кожа сама по себе и, кроме того, такие вспомогательные структуры, как волосы и перья, обладают теплоизоляционными свойствами и играют важную роль в терморегуляции у млекопитающих и птиц.

Кожа принимает также активное физиологическое участие в поглощении и выведении различных веществ, осуществляя это через влажные поверхности или же с помощью желез. Дыхание — поглощение кислорода и выделение двуокиси углерода — функция, присущая коже многих животных, а у некоторых позвоночных такое кожное дыхание является основным. Благодаря наличию желез кожа может дополнять почки, выводя из организма конечные продукты обмена. Независимо от присутствия или отсутствия в коже таких явных скелетных элементов, как кости, она может выступать в роли скелета — структуры, к которой могут прикрепляться мышцы и на которую они могут действовать.

Поскольку кожа непосредственно соприкасается с внешним миром, именно на ней, по-видимому, впервые возникли у древних Metazoa сенсорные и нервные структуры. У позвоночных нервные ткани превратились в отдельную систему органов, переместившуюся с поверхности в глубь тела; однако, как мы видели, в процессе развития зародыша нервная система тесно связана с кожей, и кожа продолжает вмещать в себя множество сенсорных структур.

Кожа не является единым структурным образованием, а состоит из двух частей — эпидермиса (*epidermis*) и дермы (*dermis*), которые тесно связаны друг с другом, но сильно различаются по своей природе и происхождению. Эпидермис



Поперечные срезы кожи акулы (А), саламандры (Б) и костистой рыбы (В). Рисунки сделаны с разным увеличением, на самом деле у костистой рыбы кожа такая же толстая, как у двух других животных, или даже толще, а самая тонкая кожа у саламандры. (По Раби)

расположен на поверхности и состоит главным образом из клеток — это эпителиальная ткань, происходящая из эктодермы зародыша. Лежащая под ним дерма (или кориум) имеет в основном волокнистую структуру, содержит относительно немного клеток и развивается из зародышевой мезенхимы главным образом мезодермального происхождения. Эпидермис относительно тонок; дерма обычно гораздо толще. Эпидермис дает начало множеству различных структур, таких как волосы, перья, разного рода железы; в отличие от этого дерма (если не считать образования кости и чешуи) имеет относительно простое и однородное строение.

**ЭПИДЕРМИС** Эпидермис, образующий самый поверхностный покров тела, обычно во много раз тоньше второго компонента кожи — дермы. Он происходит непосредственно из эктодермы зародыша и одевает все тело сплошным слоем эпителия. У высших групп он дает начало различным специализированным производным кожи (описанным в последующих разделах этой главы).

Примером эпидермиса простейшего типа служит эпидермис ланцетника, состоящий всего из одного слоя цилиндрических клеток и не содержащий железированных элементов; у молодых особей он покрыт ресничками, а у взрослых — тонкой кутикулой, секретируемой его клетками. У взрослых позвоночных, за исключением круглоротых, кутикула отсутствует, а эпидермис всегда образован многослойным эпителием.

У рыб и водных амфибий (рис. 89) эпидермис сохраняет в общем простое строение, если не считать наличия железированных элементов. Эпидермис позвоночных нередко содержит пигмент **меланин** — органическое соединение, в зависимости от концентрации окрашивающее кожу в различные оттенки коричневого и черного цветов. Однако у низших позвоночных окраска обусловлена главным образом пигментсодержащими клетками, или хроматофорами (они будут описаны позднее). Содержащийся в эпидермисе меланин переносится в него из пигментных клеток, расположенных в дерме.

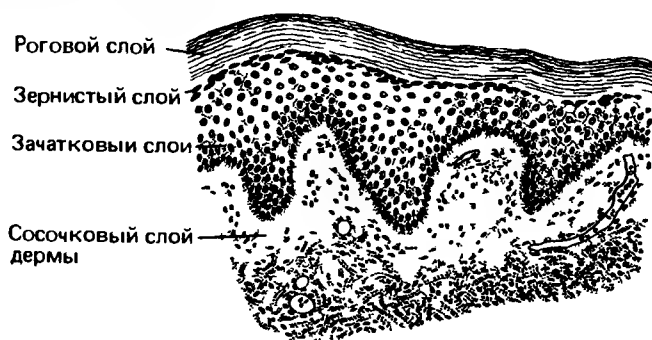
У рыб и амфибий вся толща эпидермиса образована обычно «живыми» клетками, содержащими нормальную протоплазму. Поверхностные клетки, однако, содержат, кроме того, определенное, обычно небольшое, количество **кератина**<sup>1</sup> — водонепроницаемого белка, из которого состоят чехлы, покрывающие рога у парнокопытных, ногти и другие структуры такого рода. Эти наружные клетки слущиваются в результате изнашивания или повреждения и постоянно замещаются нижележащими клетками. Базальный слой клеток, обычно более или менее цилиндрических, представляет собой жизненно важную часть эпидермиса у всех позвоночных. Это «матрикс» эпидермиса, тот его слой, от которого постоянно отпочковываются последовательные поколения клеток, с тем чтобы формировать наружные части эпителия. Поверхностные повреждения эпителия легко заживают. Но если в результате какого-либо серьезного повреждения, например сильного ожога, окажется разрушенным большой участок базального слоя, то восстановление кожного покрова затрудняется или даже становится невозможным. Кожа большинства рыб и водных амфибий до некоторой степени проницаема; большинство современных амфибий, ввиду отсутствия на их эпидермисе какого-либо покрытия из кости или соединительной ткани, использовали эту проницаемость, превратив кожу в важный орган дыхания, снабженный специальными кровеносными сосудами, лежащими под эпидермисом. В самом деле, у современных беспанцирных амфибий (*Lissamphibia*) имеется система инфразпидермальных капилляров, редко встречающихся у других позвоночных. Во время спячки амфибии дышат, по-видимому, только кожей.

С переходом некоторых амфибий и амниот к постоянному наземному образу жизни характер эпидермиса изменяется. У обитателей суши, для которых потеря воды через кожу становится серьезной проблемой, наружная часть эпидермиса отличается от нижележащей. По мере приближения к поверхности клетки постепенно уплощаются, протоплазма в них все больше изменяется, и они все больше наполняются кератином. Поверхность кожи сухая и покрыта тонкими «мертвыми» клетками. Эти клетки легко стираются и слущиваются (хорошо знакомым примером служит перхоть), а у некоторых рептилий и амфибий сбрасываются в определенное время года.

Переход от внутренней части эпидермиса к наружной может быть постепенным, как у амфибий, рептилий и птиц (у последних, кстати сказать, кератин содержится главным образом в перьевом покрове), но у млекопитающих (рис. 90) между нижним — **зачатковым** — слоем «живых» клеток и уплощенными мертвыми и ороговевшими клетками **рогового слоя** обычно видна резкая граница. Промежуточные слои иногда различимы, но они не очень четко выражены, а порой и вообще отсутствуют.

**КЕРАТИНОВЫЕ ПРОИЗВОДНЫЕ КОЖИ** У всех высших позвоночных наполненный кератином эпителий образует разного рода специализированные структуры. Простейшими из них можно считать утолщения или вздутия рогового слоя, как, например, «бородавки» у жаб. Утолщения рогового слоя обычно наблюдаются на поверхностях, особенно подверженных снашиванию, например на подошвах ног; образование таких мозолей часто происходит за счет утолщения не только эпидермиса, но и дермы. Для млекопитающих характерны расположенные определенным образом на нижней поверхности лап **подошвенные подушечки** (рис. 91);

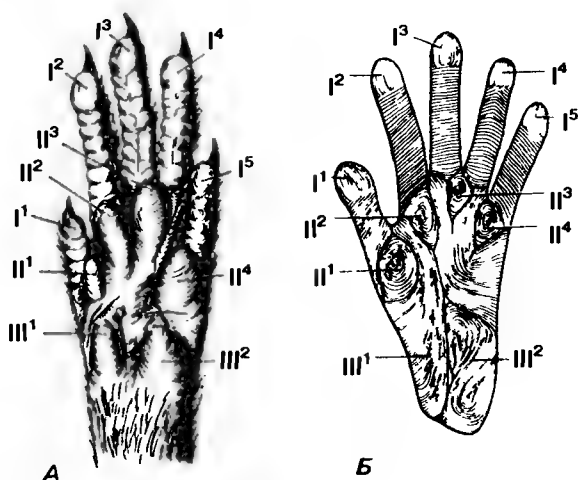
<sup>1</sup> От греч. «кератос» — рог.



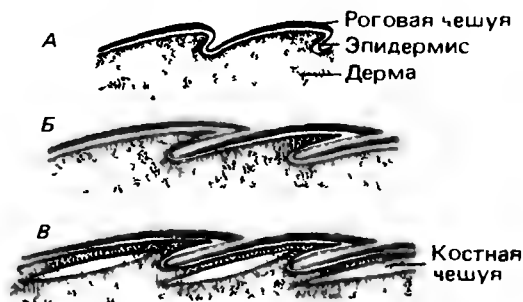
Поперечный срез кожи плеча человека ( $\times 125$ ) Помимо зачаткового (*stratum germinativum*) и рогового (*stratum corneum*) слоев в эпидермисе многих частей тела млекопитающих имеется промежуточный зернистый слой (*stratum granulosum*) а в некоторых случаях еще и блестящий слой (*stratum lucidum*), расположенный между роговым и зернистым (По Maximow, Bloom)

у пятипалых животных в проксимальной части ладони или подошвы обычно имеется по паре подушечек, по одной у основания первого пальца, ряд подушечек между основаниями остальных пальцев и по одной на кончике каждого пальца. У высших приматов, которые при передвижении обхватывают кистями и стопами ветки деревьев, ладони и подошвы покрыты кожными гребешками (рис 91, Б) помогающими крепче удерживаться на ветках. Эти гребешки, расположенные на тех местах, где у представителей других групп находятся подушечки, образуют сложные узоры из петель и завитков. Как хорошо известно, у человека кожные узоры на кончиках пальцев отличаются почти неограниченным разнообразием, позволяя безошибочно идентифицировать отдельных индивидуумов.

У рептилий в результате утолщения и отвердения ороговевшего эпидермиса образуются **роговые чешуи**, или **щитки**. У крокодилов и у большинства черепах они имеют вид плоских пластин; у черепах они покрывают костные пластинки, из которых состоит кожный скелет спины и брюха. У ящериц и змей (рис 92) чешуйки обычно перекрываются наподобие черепицы, а у змей они сильно разви-



А Ладонная поверхность кисти насекомоядного Б Ладонная поверхность кисти обезьяны (макак). Строение ладони насекомоядного можно, вероятно, рассматривать как примитивное для млекопитающих: толстые подушечки ( $III^1, III^2$ ) на обеих сторонах проксимального конца ладони, подушечки между основаниями соседних пальцев ( $II^1 - II^4$ ) и на кончике каждого пальца ( $I^1 - I^5$ ). У высших приматов эти подушечки заменяются узором из кожных гребешков (По Whipple)



Схематические срезы кожи рептилий, демонстрирующие чешуи разных типов. А — Кожа ящерицы с простыми, слегка перекрывающимися роговыми чешуями. Б — Сильно перекрывающиеся роговые чешуи, типичные для змей. В — Роговые чешуи, под которыми лежат костные элементы. Такие чешуи характерны для многих ящериц (По Воас).

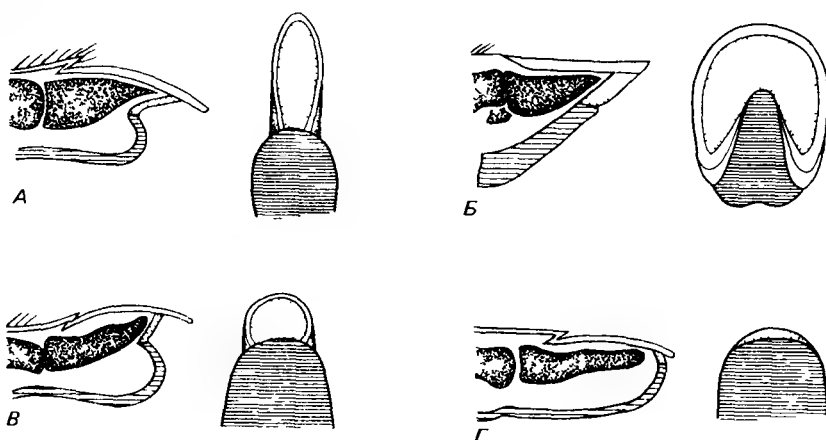
ты и помогают передвижению. Хотя такие структуры называют чешуей, следует особо подчеркнуть, что роговые эпидермальные чешуи рептилий (и других амниот) неомологичны костным чешуям рыб, развивающимся совершенно иным способом<sup>1</sup>. Роговая чешуя рептилий закладывается в процессе онтогенеза как выпячивание эпидермиса, содержащее мезодермальный сосочек; широкая верхняя поверхность этого выпячивания превращается в сильно ороговевшую чешуйку.

У млекопитающих и птиц, предки которых когда-то были покрыты роговой чешуей, она на большей части поверхности кожи исчезла, сохранившись, однако, на ногах птиц и на ногах и хвостах ряда млекопитающих, особенно некоторых грызунов, насекомоядных и сумчатых. Панголин, обитающий в тропических областях Старого Света, знаменит как млекопитающее, у которого все тело покрыто крупными роговыми чешуями (см. рис. 55).

У многих амниот, у которых зубы редуцированы или отсутствуют, кожа по краям челюстей ороговевает, образуя **клюв**. Такие структуры, характерные для группы птиц в целом, хорошо развиты также у черепах и у некоторых вымерших рептилий, а кроме того, и у нескольких млекопитающих, таких, как однопроходные.

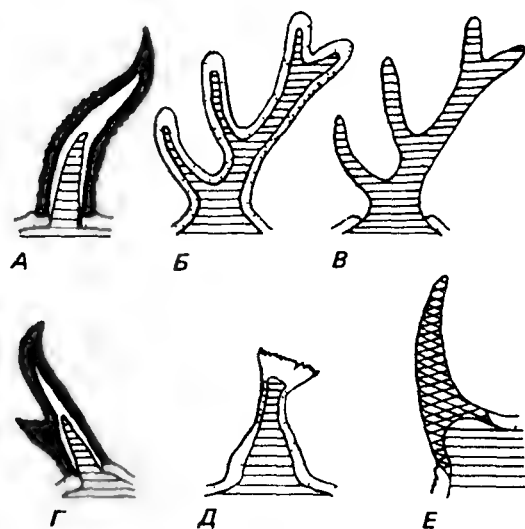
Когти, ногти и копыта — это кератинизированные эпидермальные структуры, одевающие кончики пальцев у амниот (рис. 93). Исходным типом служит коготь, а ногти и копыта — модификации, возникшие у млекопитающих. Типичный **коготь** создает защиту для верхней и боковых поверхностей, а также кончика концевой фаланги пальца; в поперечном разрезе коготь имеет форму перевернутой буквы V, все сильнее сужаясь к концу, а дистальнее кончика пальца загнут вниз. Под когтем (за исключением его выступающего наружу кончика) лежит зачатковый слой, защищенный у основания складкой кожи; из этого матрикса кератинизированный эпителий непрерывно растет наружу, поверх дермы, так же непрерывно снашиваясь на кончике когтя. На нижней поверхности, дистально, расположена подушечка более мягкой, менее ороговевшей ткани — **подкогтевая пластинка** (subunguis), образующая переход от когтя к нормальному эпидермису. **Ногти**, образовавшиеся на пальцах рук и ног у приматов, живущих на деревьях и передвигающихся при помощи брахиации, представляют собой в сущности расширенные и уплощенные когти, покрывающие кончики пальцев только сверху. В когте млекопитающего зачатковое «ногтевое ложе» ограничено проксимальным его концом (например, заметное в виде белой «лунки» на прозрачном ногте че-

<sup>1</sup> У многих ящериц имеются не только роговые, но и костные «чешуи» (остеодермы), причем роговые, конечно, расположены более поверхностно (рис. 92). Костные пластинки развиты также в той или иной степени у крокодилов.



Продольные разрезы и вентральные поверхности концевых фаланг разных млекопитающих, демонстрирующие строение когтя, ногтя и копыта. Фаланги пальцев густо покрыты точками; подкогтевая пластинка покрыта редкими точками; эпидермис вентральной поверхности стопы заштрихован; эпидермис верхней поверхности и роговой материал когтя оставлены белыми. А Коготь хищного. Б Копыто лошади. В Ноготь типичного примата. Г Ноготь человека. (По Boas.)

ловека). **Копыта** — характерный признак различных копытных млекопитающих, у которых число пальцев редуцировано и которые при передвижении опираются на кончики оставшихся пальцев. Исходный коготь у них укоротился и расширился, превратившись в полуцилиндрическую структуру, одевающую кончик пальца; на землю опирается дугообразный или V-образный дистальный конец копыта, а подошвенная пластинка в виде подушечки располагается внутри.



Схемы рогов разных типов в продольном разрезе. Рога обращены передней стороной влево. А. Настоящий рог, такой, как у коровы или овцы. Б. Олений рог, покрытый кожей; когда рога завершают свой рост, эта кожа отмирает и отпадает. В. Тот же рог без кожи. Г. Рог вилорога. Д. Рог жирафа. Е. Рог носорога. На всех рисунках костный отросток черепа заштрихован, кожа покрыта точками, роговое вещество зачернено, а непарный рог носорога покрыт сеткой.



Перья. А. Проксимальная часть контурного пера. Б. Нитевидное перо. В. Пуховое перо. Г. Схема строения контурного пера, на которой показано расположение сцепленных между собой бородок второго порядка. (По Gadow, Bütschli.)

Рога и подобные им образования широко распространены среди млекопитающих. Мы опишем их здесь, хотя они и не всегда содержат кератин (рис. 94).

Настоящие рога имеются у быков и у других представителей полорогих — овец, коз и антилоп. Стержень рога представляет собой костный вырост, развивающийся из кожного окостенения, прирастающего к черепу. Его покрывает, увеличивая размеры, чехол из настоящего рогового вещества, образующегося в результате кератинизации эпидермиса. Ни костный стержень, ни роговой чехол никогда не сбрасываются, и эти типичные рога никогда не ветвятся, хотя изгибаются различным образом.

Совершенно иное строение имеют рога оленей, почти всегда встречающиеся только у самцов. Зрелые рога целиком костные; только в период роста они бывают покрыты мягкой бархатистой кожей, а рогового вещества в них просто нет. Кроме того, рога оленей ежегодно сбрасываются и обычно ветвятся, причем ветвление усиливается с возрастом.

У млекопитающих встречаются рога и других типов. Рога вилорога, как и рога полорогих, состоят из костного стержня, покрытого роговым чехлом; но у вилорога роговой чехол ветвится и ежегодно сбрасывается. Короткие «рога» жирафа представляют собой костные выросты, постоянно покрытые обычной кожей и волосами. А у носорога «рог» целиком состоит из кератинизированного эпидермиса, но это не типичный рог, а слившаяся масса длинных волосовидных эпидермальных сосочков. Сходные структуры встречаются, хотя и довольно редко, у рептилий.

**ПЕРЬЯ.** Наличие перьев — отличительный признак птиц. Перья представляют собой главным образом роговые эпидермальные структуры, возникшие в процессе эволюции, как полагают, из чешуй рептилий. Они выполняют две важные функции: во-первых, покрывая все тело птицы, перья обеспечивают эффективную теплоизоляцию, способствуя поддержанию высокой температуры тела, характерной для птиц и для млекопитающих; во-вторых, крупные перья, образующие большую часть поверхности крыльев и хвоста, делают возможным полет.

Различают перья трех основных типов (рис. 95): пуховые, контурные и нитевидные. Самые знакомые (хотя и наиболее сложные) это контурные перья — крупные перья, которые покрывают поверхность тела и к которым мы здесь относим также перья крыльев и хвоста. Зрелое перо целиком состоит из сильно

модифицированных и ороговевших эпителиальных клеток. Основанием пера служит **очин** (calamus) — полый цилиндр, более или менее заполненный губчатым материалом (остатки мезодермальной ткани, находившейся здесь в период развития пера). На нижнем конце очина полость открывается наружу небольшим отверстием — **нижним пупком пера** (umbilicus inferior), а на дистальном его конце имеется аналогичное отверстие — **верхний пупок** (umbilicus superior). Очин сидит в **перьевой сумке** (folliculus) — глубокой цилиндрической ямке, окруженной чехлом эпидермальной ткани, которая погружена в дерму кожи.

Над очинком находится широкая наружная часть пера — **опахало** (vane). Продолжением осевой части (очина) служит **стержень** (rachis); у некоторых перьев при основании имеется меньший **побочный стержень**. В отличие от очина стержень представляет собой плотную структуру, внутреннюю часть которой образует ячеистая сердцевина, состоящая из ороговевших клеток, наполненных воздухом. От стержня в обе стороны отходят под углом боковые пластинки — **бородки первого порядка**. Бородки так плотно соединяются между собой, что на первый взгляд воспринимаются как сплошной пласт. При более внимательном рассмотрении оказывается, что эта кажущаяся непрерывность поверхности пера создается за счет **бородок второго порядка**, расположенных рядами по обе стороны каждой бородки первого порядка. С помощью сложной системы крючочков и выемок каждая бородка второго порядка сцеплена с аналогичными элементами на соседней бородке первого порядка. Если сцепление нарушается, то птица восстанавливает структуру пера при помощи клюва. У нелетающих страусоподобных птиц, которым не нужны такие контурные перья для создания гладкой поверхности крыльев или обтекаемого тела, крючочки развиты слабо, и контурные перья могут быть пушистыми.

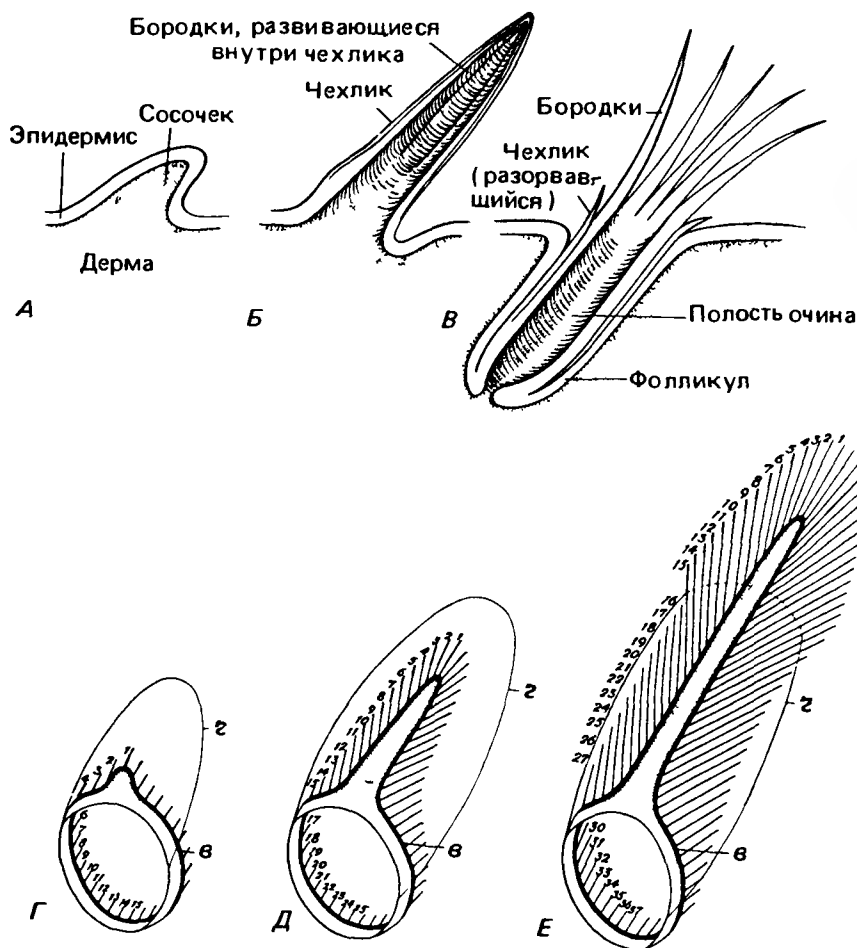
В основном так же, хотя и несколько проще, устроены **пуховые перья**. Пуховые перья покрывают все тело птенца и подстилают почти везде контурные перья взрослой птицы, играя главную роль в теплоизоляции. Как и у контурных перьев, их проксимальный конец представляет собой очин, который, однако, на дистальном конце переходит не в стержень, а в пучок более тонких простых разветвлений.

**Нитевидные перья** выглядят еще проще. Это небольшие волосовидные перья с тонким стержнем, выступающим из кожи; они могут заканчиваться маленьким пучком бородок.

Красота птиц во многом обусловлена их разнообразной яркой окраской, которая отчасти создается содержащимися в перьях пигментами. Темные цвета могут быть обусловлены, как и в эпидермисе, пигментом, попадающим в перья из специальных клеток — **хроматофоров**, лежащих в дерме (они будут описаны в конце этой главы); яркие тона частично обусловлены пигментами, которые попадают в клетки развивающегося пера из кровотока. Однако окраска и переливчатый блеск перьев создаются главным образом не пигментами, а в результате преломления света роговым веществом перьев; все оттенки синего получаются таким образом.

Перья распределены по телу птицы неравномерно. Контурные перья имеются лишь на определенных участках — **птерилиях** (pteryla). Наиболее ярко выражен длинный ряд крупных перьев вдоль заднего края «предплечья» и «кисти» — это **маховые перья** (remex), образующие поверхность крыла; другая группа крупных перьев — **рулевые** (retrix) — образуют хвост. На некоторых участках тела контурных перьев нет совсем, однако птерилии распределены таким образом, что





Развитие пера А—В Последовательные стадии развития пухового пера (схемы продольных срезов) Развитие начинается с образования мезодермального сосочка, который позднее погружается в кожу с образованием фолликула Наружный слой покрывающей сосочек эктодермы обособляется, образуя тонкий чехлик пера Остальная эктодерма образует в проксимальной своей части полую трубку, которая превращается в очин В дистальной части эта энтодерма делится на множество параллельных столбиков, которые превращаются в бородки, освобождающиеся после разрыва чехлика Г — Е Схемы, иллюстрирующие развитие замещающего контурного пера, в основном оно развивается так же, как пуховое перо Рост пера начинается у базального эктодермального воротничка (в), из которого, как и в случае пухового пера, развиваются параллельные столбики внутри перьевого чехлика (ч) Один особенно мощный вырост (покрыт точками) превращается в стержень, параллельные столбики последовательно (как показано нумерацией) перемещаются к нему, превращаясь в бородки (Г — Е из Lillie, Juhn)

перья полностью прикрывают все тело. У бескилевых птиц нет ни пуховых, ни нитевидных перьев.

Ранние стадии развития пера сравнимы с аналогичными стадиями развития роговой чешуи рептилий (рис. 96) Под местом, где должно появиться перо, скапливается мезодермальная ткань, содержащая мелкие кровеносные сосуды, таким образом возникает сосочек — зачаток пера. Над этим сосочком эпидермис выступает наружу в виде бугорка, покрытого сверху эпителием, а в середине заполненного пульпой

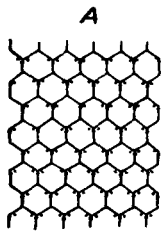
Начиная с этого момента развитие пера отклоняется от развития роговой чешуи рептилии. Сосочек не остается на поверхности; окружающий его эпидермис погружается вглубь, образуя фолликул пера, откуда и выдвигается сосочек при дальнейшем развитии.

При образовании пухового пера сосочек превращается в сильно вытянутую трубчатую структуру. Живые мезодермальные ткани сосочка, которые образуют питающую сосочек пульпу, в процессе развития растягивают трубку в длину. Эпидермальная его поверхность постепенно становится роговой. В проксимальной части на месте будущего очина эпидермальная трубка представляет собой простой цилиндр. Однако на дистальном ее конце отделяется тонкий наружный слой в виде конического чехлика над внутренними участками эпителия. Эта внутренняя масса образует ряд утолщенных продольных гребней. Когда рост пера завершается, мезодермальная ткань в дистальной части пера резорбируется, тонкий чехлик разрывается, гребни освобождаются и, расправляясь, превращаются в дистальные нити пухового пера. В проксимальной же части никаких изменений не происходит и трубка становится очинком. Наполняющая его мезодермальная ткань высыхает, превращаясь в сердцевину; два отверстия — верхний и нижний пупки, имеющиеся в зрелом пере, — соответствуют первоначальным проксимальному и дистальному отверстиям этого участка трубки.

Несколько сложнее, но в основном так же протекает развитие контурного пера. Зачаток пера образуется опять-таки в виде эпидермального бугорка, заполненного мезодермой, в дистальной части которого обособляется поверхностный слой в виде тонкого чехлика. Можно было бы ожидать, что сложная ветвящаяся структура зрелого пера развивается подобно дереву. Однако дело обстоит совершенно иначе: весь процесс дифференцировки пера происходит внутри чехлика (рис. 96, А—В). На более поздней стадии из бородок первого порядка образуются бородки второго порядка. Когда перо полностью сформировано, чехлик разрывается, и перу остается только расправиться, чтобы предстать в зрелом виде.

Замещение перьев продолжается в течение всей жизни птицы. У основания каждого фолликула сохраняются сосочек и покрывающий его эпидермис, служащие матриксом пера; из них образуются новые перья. У многих птиц, особенно у живущих в умеренных и арктических областях, смена оперения совершается в процессе линьки, приуроченной к определенному времени года; у других птиц замещение перьев происходит постепенно, на протяжении всего года. У основания контурных перьев иногда имеются мышечные волокна. Расположенные у основания пера нервные окончания способны реагировать на прикосновение, а у ночных птиц, таких, как совы, на лицевой части головы могут располагаться нитевидные сенсорные перья.

**ВОЛОСЫ** Волосистой покров млекопитающих — это аналог оперения птиц, несущий теплоизоляционные функции и образованный из кератинизированного эпидермиса. Однако в остальном эти две структуры несходны: они развиваются по-разному; кроме того, в отличие от пера волос представляет собой чисто эпидермальную структуру, без мезодермального компонента, имеющегося внутри пера в процессе его развития. Наконец, волосы — это не модифицированные роговые чешуи, подобно перьям, а новые структурные элементы кожи. Возможно, что волосы возникли в процессе эволюции в качестве особых сенсорных выростов еще до того, как наши рептильные предки утратили чешую. У некоторых зверей.



Б

Расположение волос у млекопитающих, указывающее на их предполагаемое происхождение от структур, развившихся в промежутках между чешуями. А Часть хвоста тупайи, покрытого чешуйками, между которыми расположены волосы (обозначены точками). Б Кожа игрунки, на которой волосы располагаются таким же образом, хотя чешуя отсутствует (По de Meijere)

сохранивших роговые чешуи, волосы растут между чешуями, располагаясь определенным упорядоченным способом; такое расположение волос может сохраняться, даже если чешуя отсутствует (как это обычно бывает) (рис 97)

Типичный волос (рис 98) состоит из двух частей — выступающего над поверхностью кожи **ствола** и **корня**, который располагается обычно с наклоном в ямке — **волосном фолликуле**, погруженном в дерму. Иногда, как, например, у собак, несколько волосных фолликулов объединяются и образуют одно общее отверстие. И ствол, и корень (за исключением самого основания) состоят из отмерших и сильно кератинизированных эпидермальных клеток. У основания, однако, корень расширяется, образуя полую луковицу. Под ней лежит дермальный **волосной сосочек**, содержащий соединительную ткань и кровеносные сосуды. По кровеносным сосудам поступают питательные вещества, снабжающие клетки луковицы и обеспечивающие там самым рост волоса.

Только в волосной луковице имеются типичные «живые» клетки, содержащие нормальную протоплазму и образующие волосной матрикс. В результате роста и деления этих клеток происходит развитие волоса. По мере того как клетки в об-

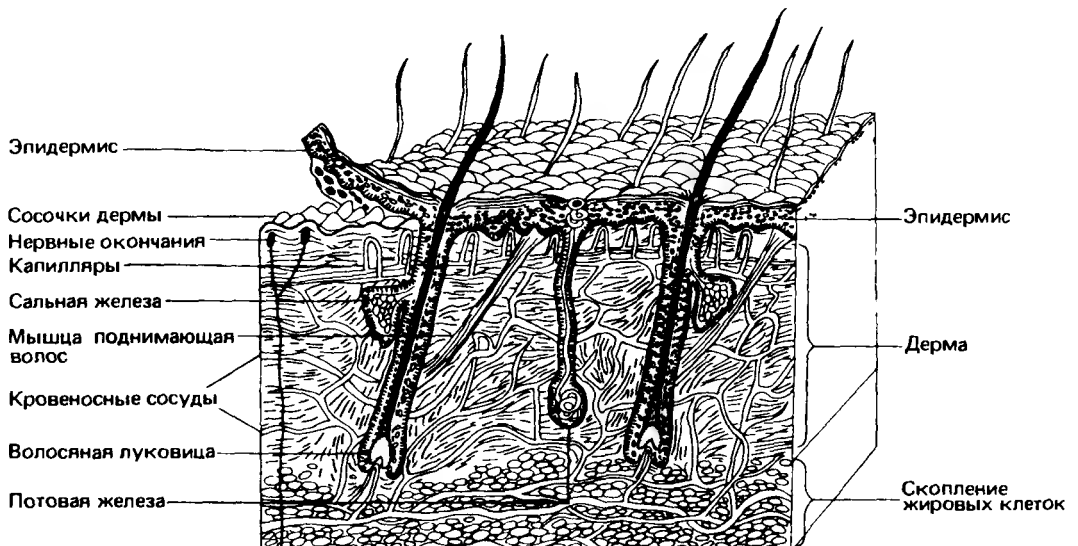


Рис 98 Кожа млекопитающего в разрезе, показаны волосы, железы и другие структуры

ласти луковицы отпочковываются в дистальном направлении и выталкиваются наружу в результате развития под ними последующих клеток, они становятся частью корня, а в конечном итоге — ствола и, постепенно кератинизируясь, превращаются в типичные клетки волоса.

На срезе волоса можно различить два или три слоя клеток. Снаружи волос покрыт тонкой кутикулой (cuticula), состоящей из одного слоя прозрачных клеток, которые нередко перекрываются, подобно чешуе. Под кутикулой находится основной материал волоса — плотная роговая масса модифицированных клеток, содержащих различное количество пигмента и воздушных вакуолей. В толстых волосах можно различить тонкую центральную область, состоящую из сморщенных клеток и обширных воздушных полостей; эту центральную часть волоса, если она имеется, называют мозговым веществом волоса (medulla), а его основной слой — корковым веществом (cortex). Волосистой фолликул выстилает волосистая сумка, состоящая из нескольких слоев.

К фолликулу может примыкать сальная железа, изливающая в него свой жировой секрет, служащий смазкой для волоса и кожи (см. т. I, с. 178). Кроме того, каждый волос снабжен маленькой поднимающей его мышцей (m. arrector pili), состоящей из гладких мышечных волокон. Эта мышца, прикрепляющаяся одним концом к поверхностной части дермы, наклонена внутрь и входит другим концом в волосистую фолликул, на той его стороне, в которую наклонен волос. При сокращении этой мышцы (контролируемой вегетативной нервной системой) волос выпрямляется (при этом возникает так называемая «гусиная кожа»). Для человека с его очень редким волосистым покровом способность изменять положение волос не имеет большого значения, однако у животных с густым мехом она заметно изменяет его теплоизоляционные свойства.

При развитии волоса (рис. 99) заполненного мезодермой сосочка, образующегося на начальных стадиях развития пера, не возникает. Вместо этого плотный столбик эпидермальных клеток врастает вниз, в дерму. У вершины столбика



17. Волосистые фолликулы трехмесячного зародыша человека. Видны последовательные стадии развития зачатка (А — В). (Из Arey.)

в глубине дермы компактная масса этих клеток образует зачаток волоса; его нижняя сторона вогнута и образует впадину, куда входит развивающийся сосудистый сосочек. В верхней части столбика эпителиальные клетки, опустившиеся с поверхности, раздвигаются к периферии, образуя эпителиальные стенки фолликула, и рост волоса, направленный вверх из лежащего в основании зачатка, происходит в этой трубке.

Так же как и перо, волос не является постоянной структурой; на протяжении жизни организма большая часть волос выпадает и замещается, причем это происходит либо постепенно, либо в определенное время года, когда в процессе линьки сменяется весь или почти весь шерстный покров. В луковице происходит резорбция, и новый волос развивается в том же самом фолликуле, из окружающих сосочек клеток матрикса.

Волосы могут выполнять самые различные функции, однако их главное назначение — теплоизоляция и терморегуляция. Человеку, волосяной покров которого сильно редуцирован, вероятно, трудно полностью оценить все значение этого; следует помнить, однако, что у других млекопитающих почти все тело покрыто густой шерстью. Это меховая шуба, в которой имеется множество «мертвых» воздушных пространств, придающих ей многие свойства такого применяемого в технике теплоизоляционного материала, как стекловата. В связи с теплоизоляционными функциями шерсти следует упомянуть о сезонных линьках у млекопитающих умеренных и арктических областей, в результате которых зимний мех становится гуще и теплее, а летний оказывается не столь густым.

Волосы в большинстве случаев содержат в тех или иных количествах пигмент, причем окраска волос не всегда зависит от окраски кожи. Чаще всего это меланин, который поступает из пигментных клеток дермы и в зависимости от концентрации создает различные оттенки коричневого и черного; пигмент, близкий к меланину, обуславливает красноватые тона. Содержащиеся в волосе пузырьки воздуха ослабляют интенсивность окраски; если воздушных полостей много, то темная окраска выглядит серой, а в отсутствие пигмента они создают серебристо-белую окраску.

Обесцвечивание шерсти при старении животного обусловлено ослаблением пигментации и увеличением содержания воздуха в волосе. Окраска меха нередко подвержена значительным сезонным изменениям; так, различные арктические животные зимой покрыты белым мехом, хорошо сливающимся со снежным покровом и делающим их незаметными, а перелиняв, покрываются темным летним мехом.

Волосы млекопитающих, конечно, сильно варьируют в разных отношениях. Они различаются у разных животных, на разных участках тела, в разное время года, у особей разного возраста. У многих животных волосяной покров образует густой мех. У других, например у высших приматов, обитающих главным образом в тропиках, он гораздо менее густой и распределен неравномерно. У китов, у которых уменьшение теплоотдачи в холодной морской воде обеспечивается слоем подкожного жира, а не волосяным покровом, взрослые формы почти лишены волос, а у морских коров их практически нет. У некоторых животных мех состоит как бы из двух ярусов: наружного, образованного редкими длинными и грубыми остевыми волосами, и лежащего под ними подшерстка из гораздо более густых тонких волос, обеспечивающих теплоизоляцию.

Волосы обычно расположены на теле рядами, в которых все они наклонены

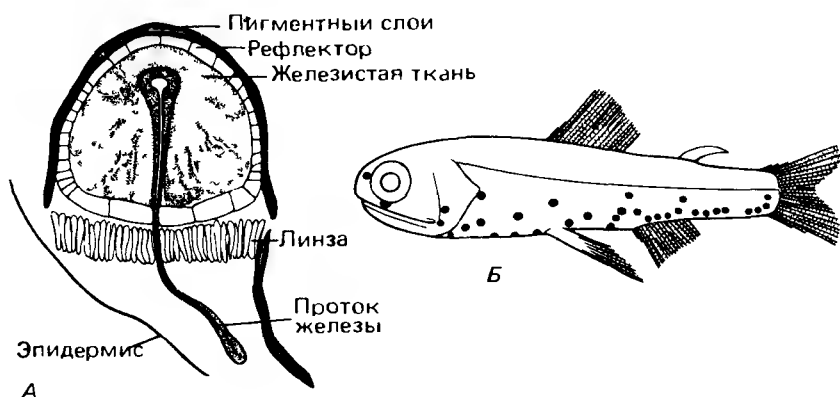
в одну сторону; в некоторых случаях направление наклона, по-видимому, бывает связано с тем, каким образом животное приглаживает или расчесывает свой мех, или же приспособлено к тому, чтобы легче стряхивать воду.

У многих млекопитающих имеются волосы особых типов. Вообще к основанию каждого волоса подходит нервное сплетение, однако для ряда видов характерны **вibrиссы** (vibrissae) — специализированные органы осязания, как, например, кошачьи «усы» или же щетинки вблизи запястья и предплюсны, особенно у древесных видов. Судя по некоторым данным, такие vibrиссы имелись даже у звероподобных рептилий; потому возможно, что они до сих пор выполняют первоначальную функцию волос. Волосы, круглые на поперечном срезе, чаще бывают прямыми и торчащими; если они достаточно толстые, то они образуют щетинки или защитные иглы, как у ежа или дикобраза. Волосы, которые овальные или сплющены на срезе, легче сгибаются и нередко образуют волнистый или курчавый шерстный покров.

**КОЖНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ** У представителей всех классов позвоночных в эпидермисе имеются те или иные железы. У рыб это главным образом разбросанные по всему телу отдельные клетки, секретирующие слизь, однако у пластиножаберных обычно имеются серозные клетки, выделяющие водянистую жидкость, и такие же клетки встречаются у некоторых костистых рыб. Слизистые клетки ответственны за характерную скользкость тела рыбы и создают своими выделениями на его поверхности изолирующий слой; слизь может также служить смазкой, уменьшающей трение при плавании. Особенно обильны слизистые железы у миксин: считается, что одной миксины достаточно, чтобы превратить в слизь целое ведро воды.

В некоторых случаях в коже рыб имеются железы, выполняющие ту или иную специальную функцию. Так, у некоторых видов акул и химер, а также ряда костистых рыб имеются **ядовитые железы**, связанные с шипами на плавниках, хвосте или жаберной крышке.

У различных глубоководных рыб образовались совершенно необычные **светящиеся органы**, или **фотофоры**, представляющие собой модифицированные слизистые железы (рис. 100). В некоторых случаях свечение создается находящимися в этом органе светящимися бактериями; в других «холодный свет»



А Светящийся орган костистой рыбы (*Cyclothone*) в разрезе. Видна часть протока, идущего от поверхности тела вглубь. Б Светящиеся органы (черные точки) мелкой костистой рыбы *Mystophum* (По Brauer)

возникает в результате сложных процессов окисления, происходящих в железистой ткани. У многих костистых рыб в органах свечения имеются добавочные структуры: позади источника света расположен рефлектор с пигментированной задней стенкой, а впереди — линза, так что в целом получается нечто вроде автомобильной фары. Светящиеся органы, однако, не предназначены для того, чтобы освещать рыбе путь. Они играют роль опознавательных признаков, особенно в брачный период. Кроме того, они, вероятно, служат для отпугивания врагов, с одной стороны, и привлечения жертвы — с другой (у одной глубоководной рыбы — морского черта — над раскрытой пастью раскачивается светящаяся приманка, образованная видоизмененным спинным плавником).

У обитающих в воде амфибий сохранилась способность к выработке слизи, однако у них мы встречаем не отдельные слизистые клетки, как у большинства рыб, а оформленные **слизистые железы**, хотя и простейшего альвеолярного типа (рис. 89, Б). Кроме того, у амфибий часто имеются **зернистые железы**. Эти железы названы так потому, что протоплазма секреторных клеток содержит гранулы (зерна). Вырабатываемые ими секреты ядовиты и притом в разной степени: от веществ, вызывающих слабое раздражение, до высоко токсичных алкалоидов. Например, у серой жабы на каждом плече имеется по большой железе этого типа.

У рептилий примитивные слизистые клетки исчезли; в плотной сухой коже рептилий вообще мало желез, хотя у них имеются разного рода пахучие железы, используемые во внутривидовых взаимоотношениях между особями. У птиц кожные железы также встречаются редко; единственная хорошо развитая железа — **копчиковая** (*glandula uropygialis*) — представляет собой большое и сложное альвеолярное образование голокринового типа, которое располагается у большинства птиц на спине, над основанием хвоста. Ее функция, по-видимому, состоит в вырабатывании жироподобного секрета, которым птица смазывает перья, делая их водонепроницаемыми.

У млекопитающих появляются железы других типов, по-видимому, как новообразования. Специальные **церуминозные железы** (*glandula ceruminosae*), выделяющие ушную серу, имеются в ушной раковине млекопитающих (а также в слуховом проходе некоторых птиц, например у индейки). Альвеолярные **сальные железы**, как правило, связаны с волосными фолликулами (см рис 98), но могут сохраняться в участках, где волосы отсутствуют; их жировой секрет, выделяющийся в результате разрушения клеток, служит защитой и смазкой для волос и кожи. **Потовые железы** имеют простую трубчатую структуру; каждая железа представляет собой сильно вытянутую трубку, закрученную сложным образом в кориуме. Выделяемый этими экзокринными железами пот содержит соль ( $\text{NaCl}$ ), мочевины и другие конечные продукты обмена. Таким образом потовые железы играют роль дополнительных почек и, как известно, при сильном потоотделении организм теряет много соли. Известны два типа потовых желез. Мелкие железы, преобладающие в коже человека, выделяют водянистый секрет; более крупные потовые железы, типичные для многих млекопитающих и соединяющиеся обычно с волосными фолликулами, выделяют более густую, похожую на молоко и пахучую жидкость. Испарение пота с поверхности кожи вызывает охлаждение и играет важную роль в терморегуляции у многих млекопитающих. Выделению пота способствует сокращение окружающих железу мелких клеток, действующих как гладкая мышца, но имеющих, по-видимому, эктодермальное про-

исхождение У лазающих форм сильное развитие потовых желез на ладонях и подошвах помогает прочнее обхватывать ветви и другие опоры У хищников потовые железы обычно очень немногочисленны, тепловая одышка (испарение слюны с поверхности языка) у собак и некоторых других животных заменяет им потоотделение У многих водных животных кожные железы редуцированы а у китов и сиреновых их нет вообще

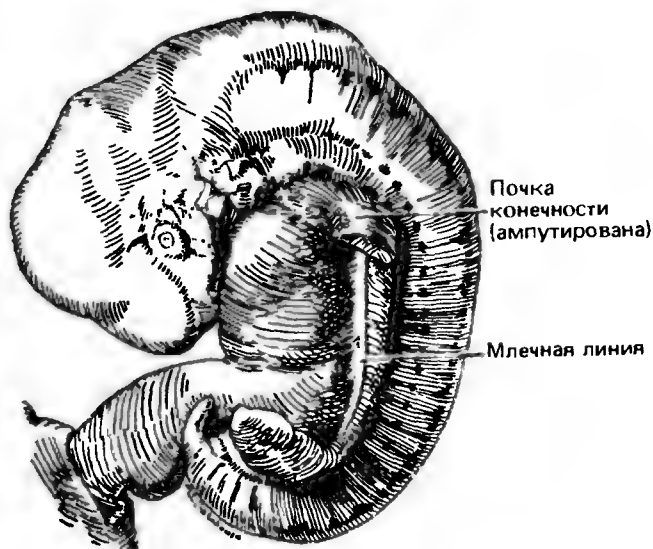
У многих млекопитающих имеются особые пахучие железы, играющие важную роль в брачном и в других видах поведения Они происходят либо из сальных, либо из потовых желез и располагаются на разных частях тела на морде (некоторые антилопы и олени), на ступнях (овцы и различные другие копытные), вокруг анального отверстия (большинство хищных например скунс), на спине (даманы) и в других местах

У млекопитающих имеются железы еще одного типа, давшие название всему классу — **млечные железы**, которые у самцов не функционируют, а у самок выделяют питательное молоко, содержащее казеин лактозу, жиры и соли и служащее пищей детенышам Никаких предшественников этих желез у представителей более низко организованных позвоночных не обнаружено строение млечных желез позволяет рассматривать их как специализированные производные потовых желез

Строение млечных желез очень разнообразно У однопроходных в брюшной стенке просто имеется два скопления дискретных желез выделяющих клейкий секрет на кожу брюшной поверхности, откуда детеныши его слизывают в отличие от других млекопитающих у однопроходных млечные железы функционируют у обоих полов У всех остальных млекопитающих млечные железы хорошо сформированы, их протоки открываются на выступающих истинных или «ложных» сосках, из которых детеныши высасывают молоко Функционирующие млечные железы обычно представляют собой грозди альвеол от каждой из которых отходит проток, открывающийся на поверхности соска такие соски называются истинными У «ложных» сосков (имеющихся, например у коровы) протоки открываются в общую полость, от которой к поверхности ведет один крупный общий проток Развитие млечной железы начинается с появления у зародыша на обеих сторонах брюха парных продольных вздутий — **млечных линий** (рис 101) Скопления ткани в определенных точках этих линий приводит в конечном счете к развитию млечных желез Дальнейшее их развитие у самки достигается к наступлению половой зрелости, а в функциональное состояние они приходят непосредственно перед родами, все эти процессы находятся под гормональным контролем Число сосков обычно коррелирует с числом детенышей в помете и колеблется от одной до шести пар и более Их местоположение также варьирует У сумчатых они обычно расположены в брюшной сумке в которой лежат новорожденные детеныши, прочно захватив ротом по одному соску У многих копытных млечные железы расположены на брюхе, в отличие от этого у высших приматов они находятся на груди у форм с многочисленным пометом (свиньи, многие хищные) обычно бывает два длинных ряда сосков

**ДЕРМА** Более глубокий слой кожи, **дерма**, или **кориум**, толще, чем эпидермис но менее разнообразен по структуре У большинства групп позвоночных дерма состоит в основном из массы плотно переплетенных волокон соединительной ткани, происходящей из зародышевой мезенхимы (см рис 98) Именно из





Расположение «млечной линии» у зародыша млекопитающего. (Из Арей)

дермы разных животных после соответствующей выделки получают кожу, идущую на изготовление обуви и другие цели. Дерма представляет собой эффективный изолирующий материал, а ее эластичность при одновременной прочности делает ее главным средством защиты тела от повреждений. Более глубокая часть дермы обычно имеет рыхлую структуру, нередко с жировыми отложениями; часто она практически незаметно переходит в соединительную ткань, покрывающую мышцы или внутренние органы. Таким образом, кожа в одних случаях тесно связана с нижележащими структурами, а в других связь эта значительно более слабая — сравните, например, кожу на ладони и на тыльной стороне собственной кисти.

У ланцетника, однако, дерма имеет иную природу (и, вероятно, более примитивна). Она состоит главным образом из слоя желеобразного материала, содержащего небольшое количество волокон; лишь во внутреннем и наружном пограничных слоях количество волокон увеличивается. У большинства костных рыб дерма также отличается от описанной выше. Хотя в ней имеется некоторое количество рыхлой соединительной ткани, последняя в значительной мере замещена более специализированными производными мезенхимы — костными чешуями или пластинами (см. рис. 89). Эти структуры, образующие защитный панцирь, более твердый и прочный, чем обычная соединительная ткань, составляют часть наружного скелета и поэтому описаны в гл. 7. У большинства наземных позвоночных (исключения составляют черепахи и броненосцы) панцирь сильно редуцирован, сохраняясь только в определенных частях черепа, или отсутствует вовсе; нет его также у круглоротых и у акуловых рыб (если не считать имеющихся у акуловых мелких зубовидных шипов, сидящих в коже).

Казалось бы, наиболее обычное — волокнистое — строение дермы у позвоночных должно быть первичным, а наличие в ней костных образований — вторичным. Однако эволюционная история позвоночных заставляет прийти к противоположному выводу. Данные по наземным позвоночным недвусмысленно показывают, что четвероногие произошли от рыб, дерма которых состояла главным образом из толстых костных чешуй; а палеонтологическая летопись сохранила последовательные стадии редукции костного панциря и перехода к

современному волокнистому строению кожи у амфибий и рептилий. Что касается низших групп рыб, то хотя имеющиеся данные нельзя считать абсолютно убедительными, однако они позволяют считать, что и в этих группах у предковых форм имелись костные чешуи дермального происхождения, поскольку у самых древних среди известных позвоночных кожа была бронирована. Очевидно, дерма, содержащая костные структуры, была типична для примитивных позвоночных; преобладающая в настоящее время волокнистая структура кожи возникла в результате редукции кости.

Основную массу типичной дермы образуют коллагеновые волокна, однако в ней содержатся и другие материалы. Известную (хотя и небольшую) долю волокон составляют эластические волокна. Между этими волокнами располагаются клетки, главным образом фибробласты (т. 1, с. 187), вырабатывающие волокна. Более глубокие слои дермы у млекопитающих служат основным местом образования жировой ткани, известной под названием **подкожной жировой клетчатки** (*panniculus adiposus*). Жир — превосходный изоляционный материал; у китов толстый слой подкожного жира заменяет отсутствующий волосной покров. У высших позвоночных в дерме расположены базальные части желез и фолликулы перьев или волосные фолликулы. В дерме могут развиваться гладкие мышечные волокна, а к нижней поверхности кожи могут прикрепляться в виде **подкожной мышцы тела** (*m. cutaneus trunci*, s. *panniculus carnosus*) поперечнополосатые волокна, происходящие из нижележащих мышц тела. Чувствительность кожи обусловлена наличием в кориуме (реже — в эпидермисе) нервных волокон; некоторые из них имеют свободные окончания, но в большинстве случаев они заканчиваются специальными рецепторами, часто многочисленными, которые обычно располагаются в наружной части дермального слоя.

Дерма, как правило, обильно снабжена сосудами: это лимфатические сосуды, мелкие артерии и вены, а также сложные капиллярные сети. Кровеносные сосуды снабжают питательными веществами не только дерму, но также — путем диффузии этих веществ через ткани — лежащие выше эпидермальные клетки. У позвоночных с толстым эпидермисом его нижняя поверхность неровная, и в ней могут быть глубокие выемки, образованные вдающимися в эпидермис **дермальными сосочками** (*papilla*) (см. рис. 90 и 98); это приближает кровеносные сосуды к эпидермису, а кроме того, создает более тесный контакт между дермой и эпидермисом. У форм с влажной кожей обилие сосудов создает возможность для обмена веществ с окружающей средой. Так, у многих амфибий и у некоторых костных рыб кожа может использоваться в качестве дополнительного органа дыхания; более того, некоторые хвостатые амфибии и угри получают весь необходимый им кислород через кожу.

**ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ.** Организм позвоночных может нормально функционировать только при условии, что температура тела не выходит за известные пределы (для разных животных они колеблются от температуры, близкой к точке замерзания, до примерно  $+48^{\circ}\text{C}$ ). У рыб, амфибий и рептилий температура тела изменяется вместе с температурой среды, а поэтому многие из них могут жить лишь в определенных климатических зонах. Поскольку температура воды в общем не выходит за указанные выше границы, для водных позвоночных регуляция температуры тела не имеет большого значения. Однако у быстро плавающих рыб температура во внутренних частях тела может

быть гораздо выше, чем на поверхности; это обусловлено особым ветвлением кровеносных сосудов, образующих чудесные сети (*rete mirabile*), обсуждаемые в т. 2, с. 156. У многих рептилий также имеются зачатки способности к терморегуляции отчасти, вероятно, за счет внутренних механизмов, но главным образом за счет использования колебаний температуры среды (в прохладное утро они вылезают на солнце, а в жаркий полдень прячутся в тени). Возможно, что некоторые вымершие рептилии обладали такими же эффективными механизмами терморегуляции, как человек. Среди млекопитающих температура тела отличается крайним непостоянством у архаичных однопроходных и довольно изменчива у сумчатых, неполнозубых и рукокрылых; однако в остальных группах она в общем мало отклоняется от нормы, которая обычно несколько ниже  $38^{\circ}\text{C}$ ; у птиц верхняя граница температуры тела достигает  $43^{\circ}\text{C}$ .

Млекопитающие и птицы относятся к **гомойотермным** животным, т. е. способным поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне в отличие от низших групп позвоночных, которые **пойкилотермны**, т. е. температура их тела непостоянна, изменяясь в зависимости от температуры окружающей среды. Терморегуляцией ведает центр, лежащий в гипоталамической области промежуточного мозга; он чувствителен к изменениям температуры и функционирует как нейтральный «термостат». В гипоталамусе по крайней мере одной рептилии также имеются нейроны, чувствительные к температуре. Температура тела зависит от количества тепла, образующегося за счет метаболических процессов, протекающих в организме, и от количества тепла, потерянного (или полученного) животным. Потеря тепла у млекопитающих происходит в основном (у человека — до 70%) через кожу, которая, таким образом, играет важнейшую роль в терморегуляции. Следует отметить, что у мелких животных поверхность тела относительно больше по сравнению с его массой, чем у крупных форм; таким образом, абсолютные размеры являются одним из факторов сохранения тепла. В пределах любого вида млекопитающих более крупными бывают обычно те его представители, которые обитают в более холодном климате. У таких крупных тропических млекопитающих, как слоны и носороги, волосистой покров редуцирован, поскольку им он не так уж необходим для теплоизоляции. И напротив, таким формам, как землеройки и мелкие рукокрылые, даже при самом густом мехе трудно поддерживать температуру тела на постоянном уровне, не затрачивая больших количеств энергии. Во время зимней спячки гипоталамический термостат млекопитающих, так сказать, переключается и температура тела резко падает; однако терморегуляция при этом не прекращается.

Кожа представляет собой до некоторой степени статичный изолирующий материал, но у птиц и млекопитающих существуют различные механизмы, регулирующие теплоотдачу. Перьевой и шерстный покровы, происходящие из эпидермиса, служат изоляторами, действие которых можно контролировать в зависимости от условий среды, а испарение жидкости, происходящее при участии потовых желез, охлаждает тело. Важным фактором, участвующим в терморегуляции, служит обильная кровеносная сеть кориума. Под контролем вегетативной нервной системы содержащиеся в кориуме артериолы могут расширяться, наполняясь кровью; кожа при этом краснеет, и происходит быстрая потеря тепла. Если же артерии сужаются (кожа при этом бледнеет), то теплоотдача резко снижается. У низших позвоночных возможна ограниченная термо-



111. Меланофоры из кожи личинки хвостатой амфибии. В данном случае пигмент рассеян по всей клетке, поэтому животное имеет темную окраску

регуляция, достигаемая за счет колебаний интенсивности окраски между светлыми и темными тонами.

**ХРОМАТОФОРЫ** Функциональные «причины» разнообразия окраски животных и ее узоров продолжают оставаться предметом горячих споров; в качестве главного фактора, обусловившего развитие такого разнообразия, выдвигают приспособительное значение окраски как средства защиты или предупреждения, ее роль в брачном поведении, в частности в привлечении партнера, а иногда его приписывают просто эволюционной «случайности». У птиц и млекопитающих окраска поверхности тела определяется главным образом цветом перьев или шерсти. Однако у низших позвоночных цвет кожи почти целиком зависит от особых клеток — **хроматофоров**, лежащих в наружной части кориума (рис. 102). Хроматофоры имеют обычно звездчатую форму и длинные клеточные отростки; они способны к амебоидному движению. В цитоплазме хроматофоров содержатся многочисленные зерна, или гранулы. К числу обычных хроматофоров принадлежат: 1) **меланофоры**, содержащие темный коричневатый пигмент меланин; 2) **липофоры**, содержащие каротиноиды — пигменты, создающие окраску от красной до желтой, и 3) **гуанофоры** (или **иридоциты**); последние содержат не пигменты, а кристаллы органического вещества — гуанина, который, отражая свет, может изменять эффект, создаваемый пигментом. Почти все разнообразные окраски, наблюдаемые у рыб, амфибий и рептилий, обусловлены хроматофорами этих трех типов, число и распределение которых сильно варьирует. Хотя хроматофоры и лежат в кориуме, происходят они из клеток нервного гребня, мигрирующих в кориум.

Хроматофоры способны вызывать резкие изменения окраски у многих рыб, амфибий и рептилий (в особенности у ящериц). Слово «хамелеон» стало в этом смысле нарицательным; не менее замечательны камбалы по тому разнообразию окраски и ее узоров, которые они способны принимать. Изменения окраски отчасти обусловлены изменением относительного расположения хроматофоров в коже, в результате чего хроматофоры того или иного типа шире распластываются на поверхности кориума или сильнее загораживаются соседними клетками. Главным образом, однако, изменения окраски вызываются изменениями в распределении пигментных гранул в отдельных клетках. Если

гранулы рассеяны по всей клетке, то достигается максимальный эффект. Если же они образуют плотное скопление, то окраска выражена слабо.

Помимо той роли, которую меланофоры играют в пигментации собственно кожи, они обуславливают темную окраску эпидермиса и его производных (перьев, волосяного покрова, когтей, клювов) у птиц и млекопитающих. Клеточное тело меланофора остается в кориуме, но его длинные тонкие отростки тянутся к клеткам эпидермиса или развивающихся перьев и переносят в них частицы пигмента.

## Глава 7

# ОПОРНЫЕ ТКАНИ — СКЕЛЕТ

Большая часть функционально «активных» тканей тела представлена эпителиями или (как в случае центральной нервной системы, печени или мышц) тканями, производными от эпителиев. Но если бы тело позвоночного было построено исключительно из эпителиев и эпителиальных производных, оно было бы вялой аморфной массой. Для того чтобы поддерживать и армировать эпителиальные ткани, объединять их вместе в оформленное тело, защищать это тело и — что имеет особенное значение для наземных форм — обеспечивать прочность и опору, необходимы специальные материалы. Такие материалы описаны в этой главе. Своеобразной структурой такого рода является хорда. Широко распространены и имеют важное значение соединительные ткани. Но наиболее существенны для позвоночных хрящи и кости, составляющие скелет.

### ХОРДА

Хорда — это древнее образование, имеющееся даже у низших хордовых, таких, как ланцетник и оболочники. Как мы видели, она происходит из клеток, которые вворачиваются в области спинной губы бластопора или в соответствующем месте у переднего конца первичной полоски, а затем, продвигаясь вперед, достигают положения под нейральной эктодермой. Вскоре она отделяется продольными границами от примыкающих областей мезодермы.

Хорда всегда хорошо развита у зародыша, а у многих низших позвоночных она, практически не изменяясь, продолжает существовать на протяжении всей жизни. Она хорошо выражена у взрослых круглоротых (у которых позвонки слабо развиты) и даже у многих костных рыб. У них, как и у ланцетника, она выполняет функцию поддержания правильной формы тела во время передвижения, работая как несжимаемый элемент (рис. 17, 121). У зародышей всех позвоночных она тянется вперед до области гипофиза и воронки головного мозга; позади она тянется до кончика мясистой части хвоста. Клетки, составляющие хорду, мягкие и студенистые; однако она окружена и укреплена цилиндрической оболочкой и наружной мембраной, которые, очевидно, образованы ею самой. У низших позвоночных с крупной и постоянной хордой ее оболочка имеет значительную толщину; в целом хорда представляет собой относительно прочное, хотя и гибкое образование, похожее на тонкую, вытянутую колбасу.

У более продвинутых групп позвоночных хорда в функциональном отношении неуклонно замещается телами позвонков, которые развиваются вокруг нее и сообщают большую прочность осевому скелету. В результате этого замещения наблюдается редукция хорды во взрослом состоянии. У многих рыб, у древних

ископаемых земноводных и некоторых пресмыкающихся хорда присутствует во взрослом состоянии в качестве непрерывного, нерасчлененного, образования, идущего вдоль всего тела. Однако она как правило, сильно сжата позвонками расширяясь между соседними телами позвонков и сужаясь внутри каждого сегмента, так что ее очертания похожи на гирлянду из песочных часов, составленных конец в конец. У большинства тетрапод даже эти тоненькие соединения между последовательными участками отсутствуют, и хорда представлена во взрослом состоянии только студенистыми образованиями, которые сохраняются в межпозвоночных дисках.

### СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Даже у таких низкоорганизованных беспозвоночных, как кишечнополостные, у которых нет настоящей мезодермы, обычно имеется вклинивающаяся между внутренним и наружным слоями клеток промежуточная прослойка из более или менее студенистого материала, иногда волокнистого и содержащего редко разбросанные клетки; этот материал помогает поддерживать определенную форму тела. Он в определенном смысле сравним с мезодермальной мезенхимой зародыша позвоночных. У взрослого позвоночного самыми непосредственным продуктом мезенхимы являются соединительные ткани, которые образуют «набивку» тела и армируют эпителии многих органов. Простейший тип соединительной ткани — рыхлая (ареолярная) соединительная ткань (рис. 103). Значительная часть такой ткани — это студенистое белковое основное



Рис 103 Схема, на которой представлены типы клеток, содержащиеся в рыхлой (ареолярной) соединительной ткани 1 — коллагеновое волокно, 2 — эластическое волокно; 3 — лимфоцит; 4 — моноцит; 5 — макрофаг; 6 — фибробласт, 7 — тучная клетка, 8 — недифференцированная мезенхимная клетка, 9 — плазматическая клетка, 10 — капилляр, 11 — жировая клетка (По Leeson, Leeson, Histology, W B Saunders Co, 1976)

вещество. Оно содержит рыхлую сеть мелких ветвящихся **ретикулиновых волокон** и более многочисленных длинных и тонких белых **коллагеновых волокон** — гибких, но нерастяжимых структур, которые формируются веретеновидными или звездчатыми клетками соединительной ткани — **фибробластами**; каждое волокно состоит из пучка очень тонких фибрилл, которые образованы длинными молекулами белка **коллагена**.

Другой широко распространенной разновидностью соединительной ткани является **компактная соединительная ткань**; в ней плотно упакованная масса переплетенных волокон создает подобие войлока. Большинство видов соединительной ткани содержит небольшой процент желтых **эластических волокон**; в некоторых случаях эластические волокна преобладают, формируя **эластичные ткани**. **Сухожилия** (*tendines*), при помощи которых крепятся к скелету многие мышцы, состоят из параллельных пучков коллагеновых волокон; одним концом они крепко связаны с мышечными волокнами, другим прочно прикрепляются к хрящу или кости, внутрь которых могут проникать их волокна. Кроме того, некоторые очень подвижные сухожилия окружены волокнистой соединительнотканной оболочкой. Там, где сухожилия скользят по поверхности кости, под ними могут формироваться из соединительной ткани сумки (*bursae*) — наполненные жидкостью мешки. **Связки** (*ligamenta*) похожи на сухожилия, но соединяют между собой скелетные элементы; **фасции** (*fasciae*) — это листки соединительной ткани, одевающие мышцы или другие образования.

Далее мы можем отметить присутствие в соединительных тканях **тучных клеток**, имеющих неправильную овальную форму и содержащих интенсивно окрашивающиеся гранулы. Они содержат запасы антикоагулянта гепарина, основного амина гистамина и — у некоторых, но, по-видимому, не у всех животных —

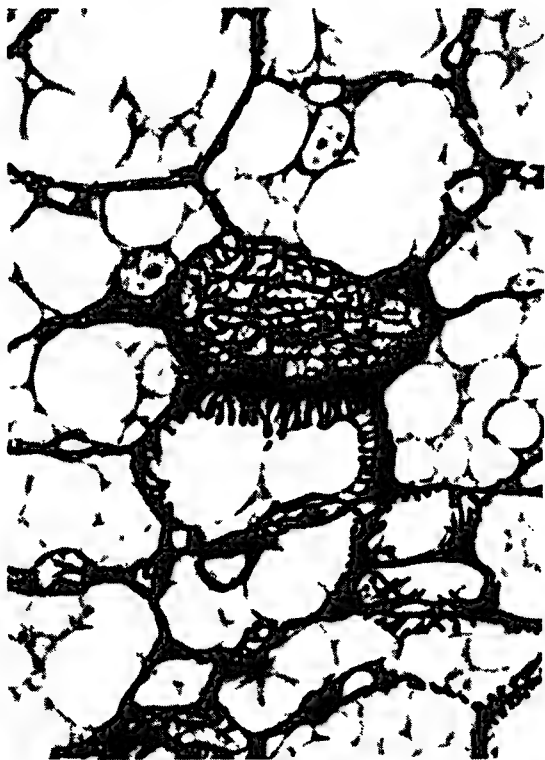


Рис 104 Бурая жировая ткань крысы. На этом препарате наполненные жиром клетки, в которых жир выглядит как пустоты, разделены волокнами соединительной ткани (Из Fawcett)



сужающего сосуда серотонина; однако функция тучных клеток до конца еще не выяснена. Кроме того, в соединительной ткани можно обнаружить макрофаги (гистиоциты), играющие важную роль в иммунной защите организма. Эти клетки будут рассмотрены в одном из последующих разделов, посвященном кровеносной системе (т. 2 с. 147). Могут также присутствовать форменные элементы крови, особенно лимфоциты (т. 2, с. 145).

**Жировая (адипозная) ткань** является разновидностью соединительной ткани; она образуется чаще всего под кожей или в складках брюшки между органами брюшной полости. Внутри видоизмененных мезенхимных клеток образуются жировые капли; по мере образования мелкие капли сливаются в крупные, сильно растягивая эти клетки. Большая часть жира — беловатая, но иногда он бывает темнее. Этот бурый жир используется животным для теплопродукции и наиболее выражен у новорожденных или находящихся в зимней спячке млекопитающих, у которых он образует компактные массы, часто называемые **гибернационными (зимовочными) железами**, расположенными под кожей или в других специальных местах (рис. 104).

## СКЕЛЕТНЫЕ ТКАНИ

С физиологической точки зрения скелет иногда считается довольно инертной системой. Однако с широкой функциональной точки зрения он имеет важнейшее значение. Произошедшие в филогенезе и формирующиеся в онтогенезе из соединительной ткани или предшествующей ей у зародыша мезенхимы твердые скелетные образования необходимы в жизни для опоры и защиты более мягких органов и поддержания правильной формы тела. Почти вся поперечнополосатая мускулатура прикрепляется к скелету, через посредство которого, следовательно, совершаются движения тела. Более того, впечатление о неактивности костей и хрящей, создающееся при осмотре скелетных препаратов, в действительности оказывается обманчивым, потому что не только клетки, но также и «мертвое» межклеточное вещество, окружающее их, является ареной беспрестанной биохимической активности; скелетные элементы в течение всей жизни постоянно преобразуются — как в отношении внутренней структуры, так и по внешней форме — в соответствии с механическими нагрузками натяжения и сжатия.

**ХРЯЩ.** Для позвоночных характерны две скелетные ткани: хрящ и кость. Хотя обе являются специализированными производными соединительных тканей и возникают из мезенхимы, они существенно различаются по природе, по способу образования и (часто) по положению.

Типичный **гиалиновый хрящ** (рис. 105) — это полупрозрачный стекловидный материал, гибкий и довольно эластичный. Его основное вещество, или матрикс — это главным образом сульфатированный полисахарид (хондромукопротеин), который образует плотный гель, содержащий сеть соединительнотканых волокон. В разбросанных полостях, лакунах, помещаются хрящевые клетки — **хондроциты**; у всех позвоночных, кроме некоторых низших, а также ранних морфогенетических стадий у высших, эти клетки имеют обычно округлую форму и лишены ветвящихся отростков, характерных для костных клеток. Они изолированы внутри матрикса, который сами же секретируют. Кровеносные сосуды в хряще отсутствуют, исключение составляют очень большие хрящи; питательные вещества, необходимые клеткам, должны, следовательно, достигать их

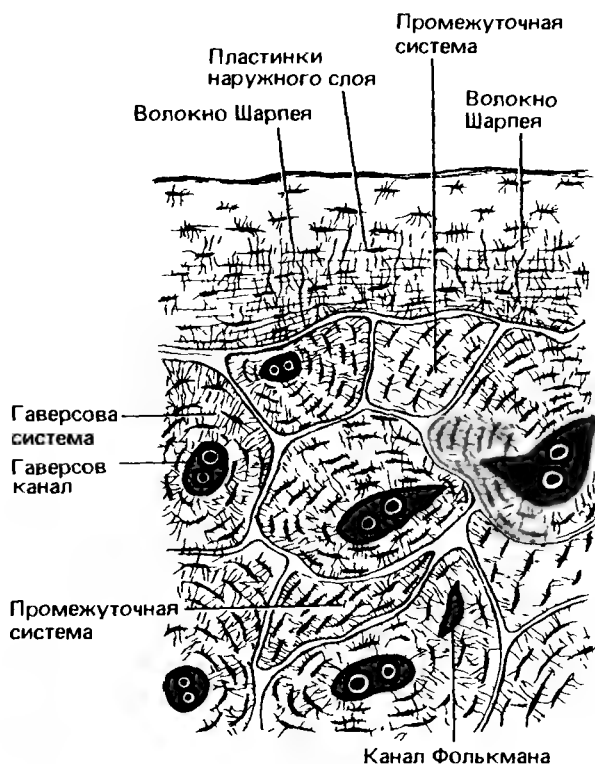


Срез через кусочек хряща (из грудины крысы) Поверхностные слои (вверху) имеют волокнистое строение, переходя в надхрящницу (По Maximow, Bloom)

путем диффузии через основное вещество. Наружная поверхность хряща покрыта слоем плотной, содержащей клетки соединительной ткани — **надхрящницей** (perichondrium), внутренние клетки которой могут превращаться в хондроциты, и таким образом, увеличивать диаметр хрящей.

Существует множество модификаций обычного гиалинового хряща. У некоторых рыб имеется такой хрящ, в котором между клетками содержится мало матрикса. А у таких животных, как акулы, у которых во взрослом состоянии скелет в значительной степени хрящевой, наблюдается сильная тенденция к развитию **обызвествленного (кальцифицированного) хряща**. Отложение солей кальция в матриксе приводит к образованию относительно твердого, хрупкого и непрозрачного материала, внешне до некоторой степени похожего на кость. Кальцификация делает элемент прочнее; однако она затрудняет питание замурованных в матриксе клеток, что чревато их гибелью и опасностью распада ткани. Обызвествление предшествует замещению хряща костью во время окостенения внутренних скелетных элементов. **Эластический хрящ** (характерный для нашего наружного уха) приобретает гибкость благодаря присутствию в основном веществе множества эластических волокон. **Волокнистый хрящ** можно считать переходным между плотной соединительной тканью и обычным хрящом; он часто присутствует в суставах, а также в местах крепления связок и сухожилий и образует тонкие **межпозвоночные диски** между телами позвонков у млекопитающих. **Хондроидная ткань**, имеющаяся у личинок миног и, в некоторой степени у акул, представляет собой относительно мягкую студенистую хрящеподобную ткань, содержащую ветвящиеся клетки.

При развитии хряща мезенхимные клетки, имеющие неправильную форму, становятся более округлыми и образуют в промежутках межклеточное основное вещество и волокна. Поначалу тесно упакованные, клетки расходятся по мере увеличения количества материала, отложенного вокруг каждой из них. В растущем хряще наблюдаются частые деления клеток; можно обнаружить клетки, сгруппированные по две и четыре, что указывает на их образование в результате деления одной родительской клетки. Хрящ может расти путем добавления на его наружной поверхности нового материала, образованного клетками, происходящими из надхрящницы. Но хрящ, особенно молодой, также способен расти путем внутреннего расширения — **интерстициального (интеркалярного, вставочного) роста**, — что является очень важным отличительным свойством хряща по сравнению с костью.



Строение кости. Тонкий поперечный срез через пястный элемент млекопитающего. На верхнем (внешнем) крае находятся параллельные костные пластинки, образовавшиеся из надкостницы; внутри кости находится множество гаверсовых систем, разрезанных под разными углами. **Промежуточная система** состоит из остатков ранее сформированных костных слоев, не разрушенных при образовании ныне существующих гаверсовых систем. Различные компоненты кости связываются воедино цементирующим веществом. По каналам **Фолькмана** проходят кровеносные сосуды извне или из костномозговой полости в каналы гаверсовых систем. Волокна **Шарпея** — это соединительнотканые волокна, которые идут от надкостницы внутрь, сквозь вещество кости. (По Maximow, Bloom.)

По существу хрящ является *внутренним* скелетным материалом. За немногими исключениями (например, ушная раковина млекопитающих) он никогда не располагается в коже или вблизи поверхности тела, но весьма характерен для глубоко лежащих частей скелета. Его много у зародышей и детенышей позвоночных. Однако во взрослом состоянии у высших групп современных позвоночных и у многих древних ископаемых форм низших позвоночных скелет в основном костный, а доля хрящевой ткани сравнительно мала. Только у современных низших групп — круглоротых, хрящевых рыб и некоторых костных рыб — хрящ является основным скелетным материалом во взрослом состоянии.

Хрящ характеризуется тем, что это глубокая ткань, затем ткань зародышевая, при этом сравнительно мягкая, гибкая и легко разрастающаяся.

**КОСТЬ** (рис. 106). Кость — это скелетный материал, доминирующий во взрослом состоянии у большинства групп позвоночных. Как и хрящ, она представляет собой производное мезенхимы и состоит из преобразованных мезенхимных клеток, заключенных в основное вещество — матрикс, содержащий соединительнотканые волокна. Однако матрикс кости во многом отличается от матрикса

хряща. Костный матрикс быстро становится твердым непрозрачным обызвестленным материалом. В нем откладываются соли, в которых фосфат- и карбонат-ионы, комбинируясь с кальцием, образуют сложный минерал гидроксиапатит, основу которого составляет фосфат кальция. Внутри основного вещества заключены костные клетки — **остеоциты**, — которые его секретировали. Они заметно отличаются от хрящевых клеток тем, что они (и лакуны в кости, в которых они располагаются) имеют неправильную звездчатую форму<sup>1</sup>. На ранних стадиях для костных клеток характерны длинные ветвящиеся отростки, которые тянутся от лакун во всех направлениях по крошечным **канальцам** (*canaliculi*), достигающим соседних лакун; позже протоплазматические отростки могут втягиваться, но каналы остаются. В отличие от хрящей кости пронизаны кровеносными сосудами. Плотный матрикс кости непроницаем для питательных веществ, и они доставляются клеткам по кровеносным сосудам, проникающим в кость по канальцам. Наружная поверхность кости (как и хряща) покрыта слоем плотной соединительной ткани — **надкостницей** (*periosteum*), глубокая часть которой может, когда требуется, предоставлять клетки для дополнительного формирования кости. В зрелой кости надкостница связана с ней пучками волокон (**шарпеевыми волокнами**, или **волокнами Шарпея**), которые внедряются в поверхность кости.

Если хрящ обычно выглядит на срезе довольно однородно, то кости имеют сложное внутреннее строение. Многие участки (особенно наружные слои костных элементов) состоят из **компактной костной ткани** (*compacta*) — плотного материала, в котором имеются только микроскопические отверстия. **Губчатая (сетчатая) кость** (*spongiosa*), обычно располагающаяся во внутренних частях крупных скелетных элементов, содержит каркас из костных балок (**трабекул**), достаточный для сохранения формы и прочности элемента; но значительная часть объема в ней занята кроветворной, жировой или другими тканями, которые формируют **костный мозг**. Костный материал такого типа помогает облегчить скелет, к тому же костный мозг сам по себе имеет полезные функции (запасание жира, формирование клеток крови). Трабекулы располагаются вдоль линий напряжения в кости и, по-видимому, создают оптимальную прочность при имеющемся количестве материала; однако этот вопрос сложен, и недостаток места не позволяет его здесь рассмотреть.

Значительная часть вещества любой кости откладывается во время развития в виде налегающих друг на друга **пластинок** (*lamellae*); пластинчатая организация обычна для многих костей взрослых животных, особенно для их поверхностного слоя. Однако кости непрерывно перестраиваются в течение всей жизни путем резорбции старого костного материала и отложения нового, так что их гистологическое строение часто бывает более сложным. В местах резорбции находятся большие многоядерные клетки — **остеокласты**. Они, очевидно, возникают из моноцитов (см. т. 2, с. 145) и участвуют в рассасывании кости, хотя механизм этого процесса еще не вполне понятен. Для перестройки кости у высших позвоночных характерно образование **гаверсовых систем**, включающих узкие **гаверсовы каналы** для кровеносных сосудов и нервов, ветвящихся внутри кости. Их окружают концентрические цилиндры из костной ткани, клетки которой по-

<sup>1</sup> У многих костистых рыб, особенно у продвинутых колючеперых форм, в созревшей костной ткани клетки могут отсутствовать; сходное состояние имело место у некоторых древних щитковых.

лучают питательные вещества из канала. Формированию гаверсовых систем предшествует разрушение костного материала в данном месте; затем формируются трубчатые каналы, и кость заново откладывается концентрическими слоями в толще их стенок.

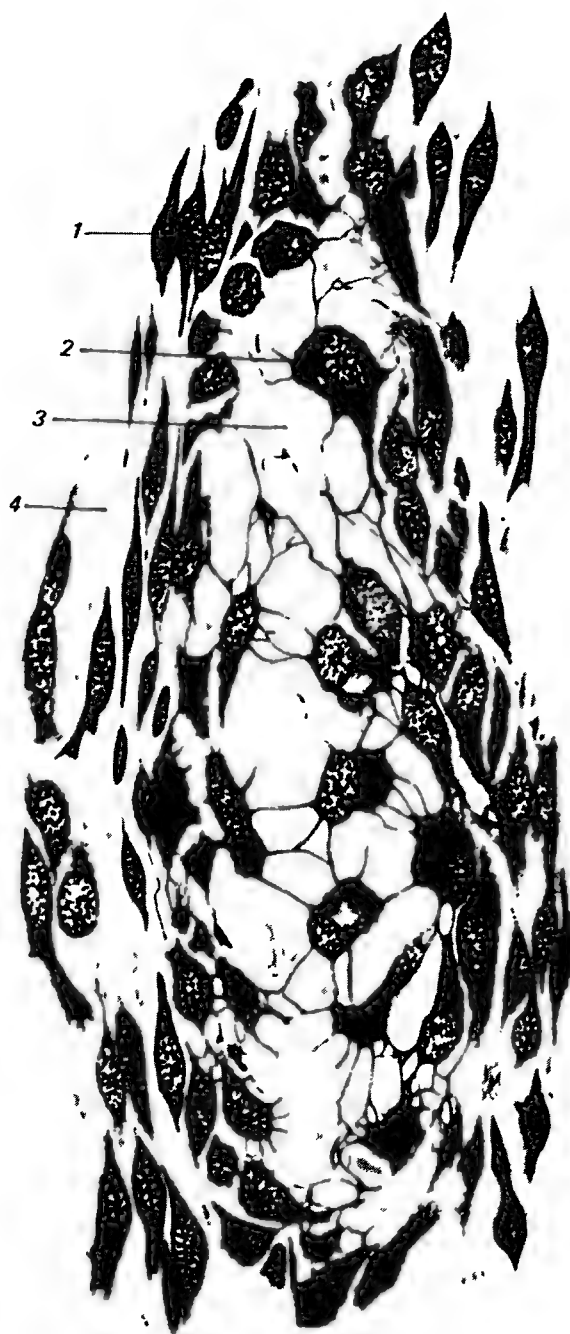
Привычно думать о кости как о статичном, неактивном материале. Это представление далеко от истины. Как только что отмечалось, кость постоянно морфологически перестраивается. Кроме того, кости обильно снабжены сосудами и служат главными депо кальция и фосфора (в виде фосфата) — элементов, играющих важнейшую роль в метаболических процессах организма.

**РАЗВИТИЕ КОСТИ** Кость возникает благодаря активности мезенхимных клеток, которые становятся остеобластами и затем формируют вокруг самих себя толстый слой матрикса, содержащий множество волокон. Быстрое отложение солей кальция в этом межклеточном материале завершает формирование кости, и остеобласты, выполнив свою главную функцию, становятся остеоцитами

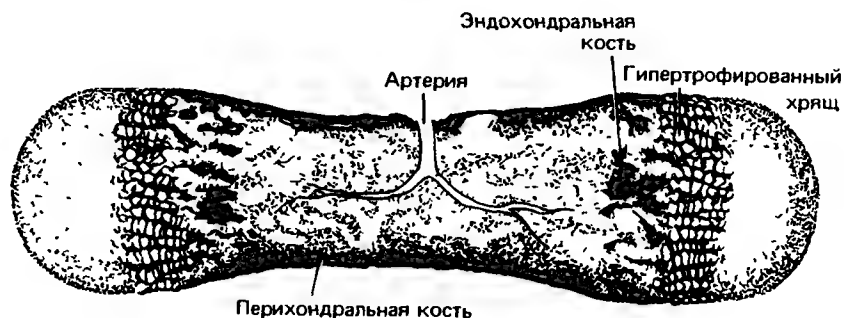
У зародышей и молодняка позвоночных можно видеть два резко различных способа образования костной ткани, т. е. **окостенения**, или **оссификации**. При более простом кость образуется прямо из мезенхимы. Это наблюдается при формировании покровных костей в коже (рис. 107). Группа мезенхимных клеток в кориуме приобретает свойства остеобластов и откладывает тонкие, неправильной формы пленки или пластинки плотного волокнистого межклеточного вещества, в котором вскоре откладываются характерные для кости минеральные соли. Такие пластинки постепенно нарастают с краев и утолщаются путем добавления последующих слоев кости на внутренней и наружной поверхностях. У костных рыб покровные кости обычно формируются почти на всей поверхности тела (включая ротовую полость), в виде больших пластин спереди и костных чешуй на остальной части тела. У тетрапод область образования покровных костей сильно сокращена, потому что кожные чешуи, как правило, исчезли; у птиц и млекопитающих покровные кости обыкновенно имеются только в черепе, нижней челюсти и плечевом поясе. У взрослых животных пластинчатые покровные кости обычно состоят из внутреннего и наружного слоев компактной кости с промежуточным слоем губчатой кости, возникшим в результате перестройки. Покровные элементы, за редкими исключениями вторичного характера у высших позвоночных (например, челюстной сустав млекопитающих), совершенно не имеют хрящевой ткани.

Сходный способ окостенения наблюдается в **мембранных костях** — более глубоких, или эндоскелетных, элементах, которые являются целиком костными на всех стадиях своего развития. Такие элементы могут представлять результат вторичного упрощения с утратой эмбриональных хрящевых стадий, как, например, ребра у некоторых костистых рыб, или быть новообразованиями, как различные гетеротопные кости. Термины «покровная кость» и «мембранная кость» часто используются как синонимы, но при таком употреблении смешиваются два абсолютно различных компонента скелета.

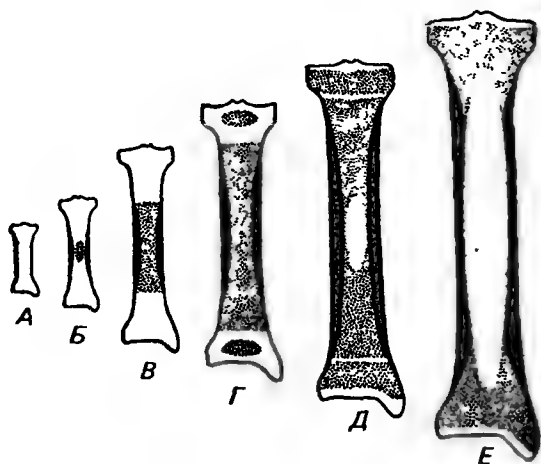
Совершенно иначе и гораздо более сложно идет формирование замещающей (**эндохондральной**) кости (рис. 108, 109). Оно выражается в первую очередь в замещении зародышевого хряща характерным для взрослого животного костным органом. Однако даже здесь значительная часть материала в действительности откладывается сразу как мембранная кость снаружи от зародышевого хряща.



Ранняя стадия развития покровной кости в черепе кошки. 1 — фибробласты, 2 — клетки соединительной ткани с отростками (эти клетки становятся остеобластами и позже остеоцитами); 3 — однородные утолщенные коллагеновые волокна, которые становятся межклеточным костным веществом; 4 — коллагеновое межклеточное вещество (Из Bloom, Fawcett.)



Срез элемента метаподия зародыша млекопитающего, в котором происходит окостенение стержня (кость показана черным). На поверхности происходит перихондральное окостенение. На обоих концах находится нормальный хрящ; ближе к середине стержня хрящ становится «гипертрофированным» (клетки раздуваются и выстраиваются в ряды), происходит обызвествление, за которым следует замещение хряща эндохондральной костью.



Окостенение и рост длинной кости млекопитающего. А. Хрящевая стадия. Б, В. Отложение губчатой эндохондральной кости (показана точками) и компактной перихондральной кости (показана черным). Г. Появление эпифизов на обоих концах. Д. Образование костномозговой полости (показана редкими точками) вследствие резорбции эндохондральной кости. Продольный рост кости происходит только в тонких прослойках активно растущего хряща между стержнем и эпифизами. Е. Объединение эпифизов со стержнем — хрящи остаются только на концевых сочленовных поверхностях; костномозговая полость увеличивается в результате резорбции центральной части при продолжении отложения кости на поверхности. (Из Arey.)

В таких типичных внутренних образованиях, как длинные кости конечностей тетрапод, хрящ, как правило, принимает окончательную форму взрослой кости на ранней стадии развития, когда он имеет чрезвычайно малые размеры. Вскоре хрящ начинает претерпевать изменения и перерождение в области середины своей длины: хондроциты набухают и выстраиваются в продольные столбики, материал между этими столбиками обызвествляется, хрящевые клетки погибают. Кровеносные сосуды внедряются в хрящ с поверхности, и происходит разрушение хряща в этой центральной области. Остеобласты, которые проникают с кровеносными сосудами, откладывают кость на месте разрушенного хря-

ща. Окостенение распространяется от центра в направлении обоих концов элемента.

Если бы хрящ не рос, его замещение было бы завершено в короткое время, и получился бы полностью окостеневший элемент крошечного размера. Но этого не происходит, потому что хрящ растет с обоих концов примерно с той же скоростью, что и разрушается в центре. Хрящ, так сказать, долго ведет за собой «гонящиеся по пятам» остеобласты; в некоторых случаях процесс окостенения так никогда и не нагоняет хрящ на обоих концах элемента. При полном окостенении рост прекращается, потому что своими концами внутренние скелетные элементы обычно сочленяются с соседними, а кость нельзя непосредственно добавить на сочленовные поверхности без вреда для суставов.

У низших позвоночных внутренние элементы обычно окостеневают из одного центра — например, стержневого отдела длинной кости — и даже во взрослом состоянии сочленовные концы часто в значительной степени остаются хрящевыми. Но у млекопитающих и птиц (и значительно реже у рептилий) имеются добавочные окостенения — **эпифизы** (epiphyses) (рис. 109)<sup>1</sup>. Они обычно развиваются на концах длинных костей и на выступающих отростках для прикрепления мышц. Здесь появляются центры окостенения, подобные центру стержня, но меньшего размера. Эти центры могут превратить в кость сочленовные отделы элемента задолго до того, как рост стержня — **диафиза** (diaphysis) — закончился и, таким образом, несмотря на неполное окостенение, позволяют элементу функционировать. Между эпифизом и стержнем имеется долго сохраняющаяся прослойка хряща. На первый взгляд она кажется относительно бездеятельным и бесполезным образованием. На самом деле она, конечно, имеет важное значение. Это зона роста; здесь хрящ непрерывно растет и непрерывно замещается костью со стороны и стержня, и эпифиза. Стоит окостенению уничтожить эту прослойку хряща, как стержень и эпифиз объединяются — рост кости закончен и окончательный взрослый размер достигнут.

Хотя значительная часть прироста внутренней — «хрящевой» — кости происходит путем замещения хряща, этим, как легко понять, поразмыслив, дело не ограничивается. Когда закладывается центр окостенения стержня длинного элемента, последний имеет маленький диаметр. По мере того как хрящ растет с обоих концов, они постепенно утолщаются, приближаясь к окончательному размеру, так что если бы кость формировалась исключительно путем внутреннего замещения, то она напоминала бы по форме песочные часы с суженной средней частью. Оказывается, что для исправления этого дефекта, помимо внутреннего замещения, в «хрящевых» костях происходит значительное приращение за счет непосредственного формирования на поверхности хряща **перихондральной кости**, образующей, подобно мембранной, следующие друг за другом концентрические слои. Эти слои толще всего в первоначально тонкой средней части стержня. Процесс поверхностного добавления костного материала может продолжаться и после того, как лежащий глубже стержень окостенел; на этой стадии термин **периостальная кость** подходит лучше, чем перихондральная.

Процесс формирования замещающей кости у высших позвоночных долго

<sup>1</sup> Термин «эпифиз» иногда употребляется в более широком смысле и обозначает также терминальные хрящи, не имеющие самостоятельных окостенений



считался примером повторения филогенетической истории в онтогенезе. Основой для такого суждения была оценка хрящевого скелета взрослых круглоротых и акул как действительно примитивного состояния. Однако палеонтологические данные убедительно свидетельствуют об обратном — эти современные низшие позвоночные имеют редуцированный скелет, сохраняя во взрослом состоянии эмбриональный хрящ.

Почему же имеет место такой окольный способ формирования костей, если к тому не существует филогенетической подоплеки?

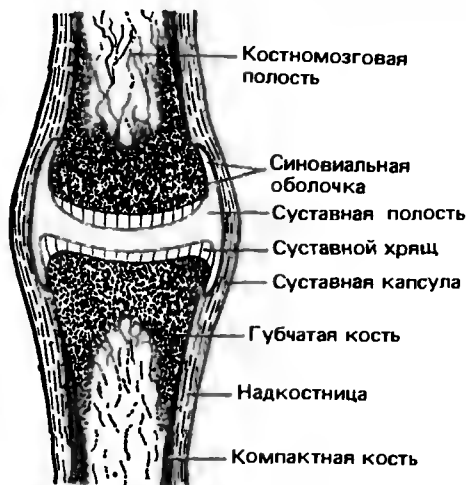
Ответ можно вывести из того факта, что не всем костям предшествует хрящ. Важно отметить, что покровные элементы, у которых нет этой стадии, обычно имеют простую пластинчатую форму и могут свободно нарастать с любой стороны, пока не достигнут окончательного размера, тогда как большинство глубоких элементов, которым предшествует хрящ, имеет сложные сочленения с соседними элементами, и к ним прикрепляются важные мышцы. Скелет позвоночного уже на очень ранних стадиях развития является почти точной, хотя и крошечной, копией скелета взрослого организма; он должен выполнять все свои нормальные функции у личинок и у молодых животных. Если бы внутренние элементы с их сложными суставными связями сразу формировались как кость, то их рост до взрослого размера был бы невозможен, потому что кость может нарастать только снаружи, а поверхностный рост разрушил бы ее связи с окружающими структурами.

Для роста глубоко лежащих элементов требуется какой-то пластичный вид материала, способный расти без нарушения внешних связей. Хрящ со своей способностью к вставочному росту является идеальным зародышевым приспособлением для этой цели. За исключением случаев, когда произошла редукция (у различных рыб и амфибий), кость является нормальным скелетным материалом взрослого позвоночного; хрящ является ее незаменимым эмбриональным дополнением.

**СОЧЛЕНЕНИЯ** Кости и хрящи соединяются друг с другом разными способами. Например, в черепе, где кости непосредственно примыкают друг к другу, движения обычно ограничены или нежелательны. Такое соединение между элементами, называемое **синартрозом** (synarthrosis), образовано тонкими промежуточными прослойками хряща или соединительной ткани, а видимая линия соединения называется **швом** (sutura). Если соединение совершенно неподвижно из-за настоящего слияния костей друг с другом, то оно называется **анкилозом** (ankylosis).

Свободно подвижное сочленение между соседними элементами называется **диартрозом** (diarthrosis) (рис. 110); контактирующие поверхности покрыты слоем хряща (даже если сочленяющиеся элементы костные); **синовиальная оболочка** и плотная соединительная ткань образуют вокруг сустава наполненную жидкостью **суставную сумку** (капсулу). Сложные утолщения этой капсулы образуют связки. В некоторых случаях суставная полость подразделяется на две части тонкой пластинкой волокнистого хряща — **мениском**.

**КЛАССИФИКАЦИЯ СКЕЛЕТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ** Скелет включает множество элементов, имеющих различную форму, строение, функцию, положение и эмбриональное происхождение, объединенных в различных комбинациях и обнаруживающих существенные различия в разных группах позвоночных. Классифицировать скелетные элементы трудно, и никакая из существующих классифи-

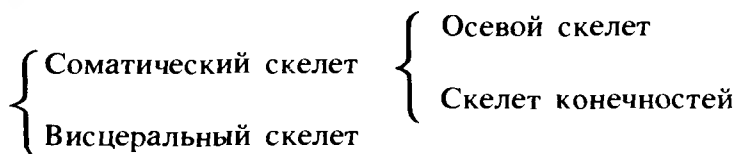


Типичное диартрозное сочленение (Из Арей)

каций не является абсолютно приемлемой. Здесь мы придерживаемся следующей схемы основных подразделений:

Покровный скелет

Эндоскелет



В первую очередь можно разграничить покровный скелет, состоящий из костных образований — пластин и чешуй,— образующихся в коже (а именно в кориуме) и никогда не имеющих хрящевых предшественников, и более глубоко расположенный эндоскелет, в котором элементы почти всегда преформируются в хряще и, в особенности у низших групп позвоночных, могут оставаться хрящевыми в течение всей жизни.

Среди эндоскелетных элементов можно провести разграничение на две категории неравного объема — соматические и висцеральные элементы (как отмечено в гл. 9, связанная с ними мышечная система может быть подразделена таким же образом). К висцеральному скелету причисляют элементы, которые, располагаясь между жаберными отверстиями, управляют движениями стенок глотки, и производные этих элементов, такие, как эндоскелетные части челюстей и слуховые косточки. Соматический скелет включает в себя все остальные внутренние элементы. Как будет показано далее в других разделах, жаберная область имеет особую мускулатуру и иннервацию. Ее скелет менее своеобразен. Висцеральный скелет образуется из нервного гребня, и это долго считалось его отличием от остального скелета, который образуется, как полагают, из обычной мезодермы. Однако теперь показано, что большинство костей черепа — будь они покровными, висцеральными или соматическими — являются производными нервного гребня, и резкого отличия между соматическими и висцеральными элементами не существует. Висцеральный скелет относится к теоретическому «висцеральному животному» (см. т. 1, с. 48—49), тогда как остальные скелетные образования принадлежат к теоретическому «соматическому животному». Этот соматический скелет включает в число своих более архаичных — осевых — частей позвонки, ребра и другие связанные с ними элементы туловища и хвоста, а впереди — большую часть мозговой коробки.

которая является главным элементом черепа. Эти образования составляют **осевой скелет**. Скелет конечностей, состоящий из поясов и свободных частей, можно считать производным осевого скелета.

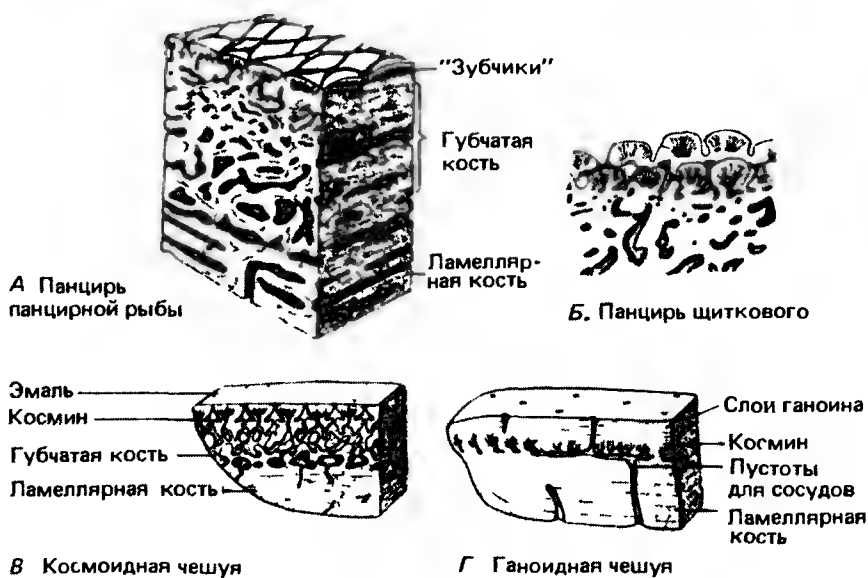
В некоторых случаях обнаруживается, что структурные единицы или даже одиночные кости скелета взрослого животного содержат элементы, происходящие из двух или большего числа различных источников. Так, например, плечевой пояс многих позвоночных содержит и покровные, и эндоскелетные компоненты; нижняя челюсть в нескольких классах позвоночных включает и висцеральные, и покровные элементы. Сложнее всего устроен череп, который у костных рыб и наземных позвоночных образован покровными, соматическими и висцеральными элементами.

### ПОКРОВНЫЙ СКЕЛЕТ

**РЫБЫ** У многих современных позвоночных кожа на большей части тела не содержит твердых скелетных образований; однако покровные кости обычно имеются по крайней мере в голове, а палеонтологические данные позволяют прийти к выводу, что предковые позвоночные были почти полностью заключены в костный панцирь. Хотя на поверхности могут располагаться другие твердые скелетные материалы, главным компонентом пластин и чешуи является покровная кость. Такого рода панцирь присутствовал на теле у наиболее древних позвоночных — бесчелюстных щитковых; частично или полностью покрывал тело вымерших панцирных рыб — наиболее примитивных челюстноротых позвоночных — и присутствует в измененном и иногда редуцированном виде почти во всей большой группе костных рыб. Панцирь отсутствует у современных круглоротых и имеется только в качестве зубчиков в коже акулотоподобных рыб. Это состояние, когда-то считавшееся примитивным, теперь вполне уверенно можно рассматривать как результат вторичного упрощения.

У многих щитковых и панцирных рыб чешуи и щитки имели такой план микроскопического строения, который с изменениями сохранился у примитивных костных рыб (рис. 111, А). Внутренний пласт состоял из слоистой компактной кости. Над ним находился пласт губчатой кости с многочисленными пустотами, вмещавшими, по-видимому, кровеносные сосуды. Снаружи находился следующий компактный пласт. Поверхность щитков и чешуй часто бывала орнаментирована бугорками и гребнями. Поверхность каждого зубчика, или одонтода, а по существу всего щитка или чешуи, была покрыта твердым блестящим материалом, похожим на зубную эмаль<sup>1</sup>. Под ним находилась «пульпа» из кровеносных сосудов. Между эмалью и пульпарной полостью стенка бугорка была сформирована из костеподобного материала. У некоторых, вероятно очень примитивных, форм он, по-видимому, являлся типичной костью со звездобразными полостями для остеоцитов. Однако у более продвинутых форм остециты мигрировали в пульпарную полость, а стенку пронизывают крошечные каналы, видимо, занятые при жизни их отростками; таким образом, строение этого материала стало походить на строение дентина зубов. Не исключено,

<sup>1</sup> До сих пор идут жаркие споры о природе эмалеподобных материалов у анемий, эта проблема обсуждается в т. 2, гл. 11. У них вообще ткани панциря и зубов очень изменчивы, и определения, основывающиеся на данных по млекопитающим, здесь часто не приемлемы.



Строение кожных щитков и чешуй у примитивных позвоночных А Девонская панцирная рыба Б Девонское щитковое, имеющее наслаивающиеся один на другой слои одонтодов В Примитивная кистеперая рыба с космоидной чешуей Г Палеозойская лучеперая рыба с ганоидной чешуей (По Kiaer, Goodrich, Ørvig)

что из примитивного панциря такого типа произошли чешуи более современных рыб, а поверхностные бугорки были теми образованиями, из которых сформировались кожные зубчики акул.

Одонтоды очень похожи на зубы, и вполне возможно, что они развивались подобно зубам современных форм (см. т. 2, гл. 11). Несомненно, что в образовании одонтодов участвовали и эпидермис, и кориум, а также, предположительно, материал нервного гребня. Такое же участие все эти ткани принимают в развитии зубов и чешуй рыб независимо от того, образуется ли на самом деле из каждой из них какой бы то ни было твердый материал. Формирование панциря, несомненно, было сложным процессом, потому что часто наблюдается по несколько налегающих друг на друга слоев одонтодов, которые, должно быть, образовывались последовательно (рис. 111, Б). Нередко во время формирования новой генерации одонтодов более старые частично резорбировались, в результате чего окончательное строение еще более усложнялось; панцирь современного целаканта хотя и редуцирован, но по-прежнему сохраняет такой же план строения.

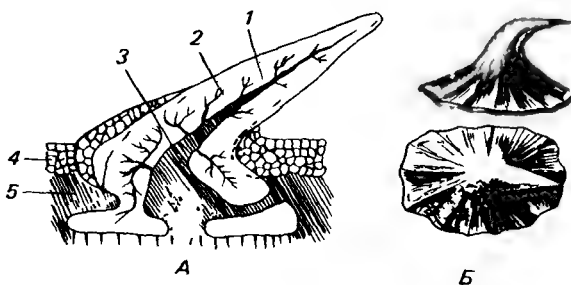
У костных рыб тело обычно покрыто диагональными рядами взаимно налегающих краями чешуй, имеющих или четырехугольную форму или закругленный наружный край. По своему строению чешуи ранних костных рыб можно отнести к двум типам. Для примитивных мясистолапастных была характерна космоидная чешуя (рис. 111, В). Она имела только что описанный общий план строения из трех слоев, но основное вещество бугорков было не типичным дентином, а его вариантом, называемым космином и отличающимся тем, что тонкие каналцы, входящие в него из пульпарной полости, ветвятся. Чешуи такого рода были характерны для типичных кистеперых и наиболее ранних

двоякодышащих рыб. Однако у целакантов чешуи стали тоньше, хотя и сохранили сложные одонтоды, а у двоякодышащих они редуцировались до состояния волокнистых и «кожистых» костных образований; у современных животных настоящие космоидные чешуи не встречаются.

Примитивные лучеперые обладали чешуей совсем другого типа — ганоидной (рис. 111, Г). От космоидной чешуя этого типа отличается тем, что во время ее роста вместо единственного слоя эмалеподобного материала поверх космина последовательно откладывается целый ряд слоев сходного материала, называемого ганоином; на внутренней поверхности чешуи соответствующим образом формируются последовательные слои компактной кости. Господствовавшие в палеозое и раннем мезозое лучеперые рыбы — палеониски — имели чешуи этого типа. Однако, как и у мясистолапстных, у лучеперых существовала тенденция к упрощению чешуй. Ганоидные чешуи ныне имеются только у многопера и панцирниковых, (из надотряда костных ганоидов), причем у последних они находятся в несколько упрощенном состоянии — утрачен космин; у большинства мезозойских лучеперых ганоин редуцировался или исчез так же, как и пласт космина.

К тому времени, как сформировались костистые рыбы, остались только относительно тонкие, гибкие чешуи, образованные тонкой пластинкой костеподобного материала (обычно не содержащего клеток) и подстилающего волокнистого слоя (см. рис. 89, В); даже эти редуцированные образования могут утрачиваться, в результате чего кожа на туловище и хвосте остается голой (как у сома). Эти чешуи представляют собой внутренний, костный, пласт первоначального панциря; возможно, наружные пласты панциря присутствуют в качестве чрезвычайно тонкого слоя, но на этот счет не существует единого мнения. Чешуи костистых рыб обычно полупрозрачны и перекрывают друг друга как черепицы. «Свободные» края могут быть плавно закруглены — «циклоидный» тип — или зазубрены — «ктеноидный» тип. Различие между этими двумя типами чешуй когда-то считали весьма важным таксономическим признаком, однако сейчас ему придают небольшое значение. На чешуях костистых рыб часто обнаруживаются годовые кольца роста, которые имеют практическую ценность для определения возраста при изучении экологии рыб.

Кожные чешуи и кости полностью утрачены у миног и миксин. У хрящевых рыб в некоторых случаях имеются плавниковые шипы из дентиноподобного материала, но в остальном кожа голая, если не считать кожных зубчиков, или плакоидных «чешуй» (рис. 89, А; 112). Это маленькие обособленные, часто конические образования, которые имеют сходство с простыми зубами (см. рис. 233). Основание, в котором имеется пульпарная полость, состоит из костеподобного вещества; конус образован дентином; поверхность покрыта



Кожные зубчики акулы  
А. Срез через зубчик. Б Внешний вид зубчика сбоку и сверху. 1 — дентин, 2 — твердый эмалеподобный поверхностный слой зубчика — витродентин; 3 — пульпарная полость; 4 — эпидермис; 5 — корium. (Из Dean)

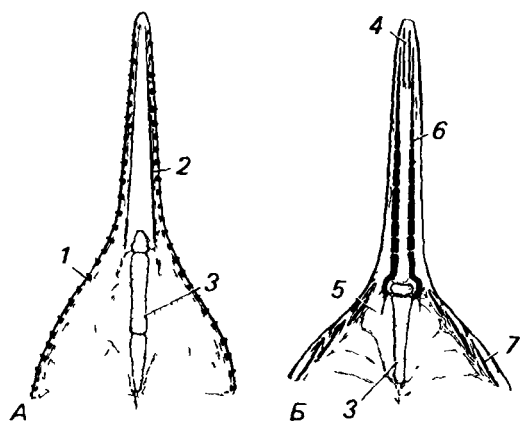
блестящей пленкой из эмалеподобного материала. Частично этот материал представляет собой настоящую эмаль, но большая его часть, по-видимому, является твердым наружным слоем дентина — **витродентином**. Прежде считали, что наличие этих кожных зубчиков у акул ознаменовало начало появления в филогенезе кожного панциря и что костные чешуи и пластины появились в истории животного царства позже как результат слияния таких зубчиков. Однако теперь полагают, что ситуация была прямо противоположной. кожные зубчики являются последними остатками панциря предков; сама кость, так сказать, растаяла и остались только ее поверхностные бугорки.

У первичноводных позвоночных, имеющих кожный панцирь, на передней части тела обычно располагаются не отдельные чешуи, а костные пластины, бронирующие голову и жаберную область и простирающиеся назад у рыб поверх области грудных плавников. У многих щитковых эти области покрыты по-разному расположенными пластинами панциря. У панцирных рыб можно различить пластины грудной области, которые приблизительно соответствуют элементам плечевого пояса высших рыб, и впереди от них — «головной» щит, элементы которого (как и у щитковых) трудно сопоставить с таковыми вышестоящих позвоночных. У костных рыб мы находим, наконец, более привычную схему организации головных пластин, хотя отдельные кости весьма изменчивы. Имеется хорошо оформленный головной щит, который образует часть типичного черепа; кроме того, покровные костные пластины связаны с нижней челюстью и внутренней поверхностью ротовой полости; имеется также покровный плечевой пояс. Эти образования будут рассмотрены позже.

Однако здесь мы коротко отметим присутствие между головой и плечевым поясом серии элементов **жаберной крышки**, лежащих в складке кожи, покрывающей жаберную область (см. рис. 170, 172, 173). С обеих сторон позади щечного отдела черепа обычно имеется главная пластина — **крышечная кость** (*operculum*) — а по соседству с ней могут присутствовать другие, более мелкие элементы — **предкрышечная** и **подкрышечная** кости (*preoperculum*, *suboperculum*). Элементы жаберной крышки, повторяя очертания жаберной полости, заходят вниз и вперед вентральнее челюстей. Первично здесь имелся ряд пластинок, называемых **гулярными** (*gularia*); у костистых рыб они редуцировались до состояния параллельных лучей жаберной крышки (*radii branchiostegi*) (рис. 37, 123, 172).

Рассмотрим вкратце природу лучей, которые укрепляют периферические (кожные) лопасти плавников рыб — непарных и парных (рис. 113). У некоторых более примитивных рыб плавники покрывают чешуи, такие же, как на теле, но дистально они становятся более мелкими и разреженными. У высших костных рыб эти плавниковые чешуи, как правило, преобразуются в удлиненные лучи, называемые **лепидотрихиями** (*lepidotrichia*), каждый из которых представляет собой ряд узких чешуй. Самый кончик плавника у костных рыб может быть дополнительно укреплен крошечными роговыми стержнями, развивающимися в кориуме кожи — **актинотрихиями** (*actinotrichia*). Более крупные лучи такого рода, называемые **цератотрихиями** (*ceratotrichia*), являются единственной опорой кожной лопасти плавника акул.

**ТЕТРАПОДЫ** Наземные позвоночные происходят от рыб с полным костным покровом из пластин и чешуй. Часть покровных костей головы сохраняется в качестве элементов черепа и челюстей; обычно сохраняется также покровный



Срезы через спинные плавники акулы (А) и лучеперой рыбы (Б), показывающие строение их опорных элементов. 1 — кожный зубчик; 2 — цератотрихии; 3 — эндоскелетные элементы плавника; 4 — актинотрихии; 5 — мышечные пучки в основании плавника; 6 — лепидотрихии; 7 — костные чешуи. (Из Goodrich.)

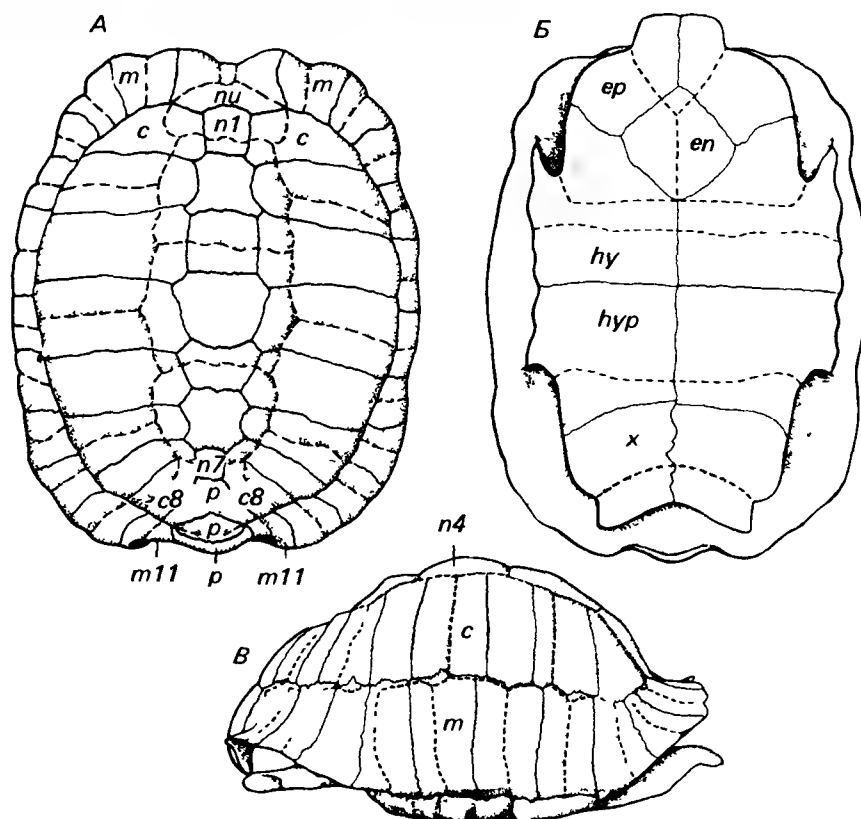
плечевой пояс. Однако остальной кожный панцирь по преимуществу редуцирован и утрачен.

С редукцией жабер у тетрапод серия костей жаберной крышки исчезает. Костные чешуи тела могут сохраняться, но только в сильно редуцированном и видоизмененном состоянии. У более древних ископаемых амфибий часть первоначального рыбьего чешуйного покрова сохранилась в виде V-образных рядов чешуй на брюхе и боках, возможно, в качестве защиты слабо приподнятого тела; реже костные чешуи обнаруживаются на спине. У современных земноводных чешуи полностью отсутствуют, за исключением бесполезных рудиментов, глубоко погруженных в кожу у гимнофион (*Apoda*).

У некоторых рептилий брюшные костные чешуи сохраняются в качестве ряда сочлененных V-образных косточек под кожей брюха — брюшных «ребер», или гастралий (*gastralia*). Это кожные образования, и их не следует путать с вентральными отделами настоящих ребер, которые могут лежать глубже них и, как понятно, являются частью эндоскелета. Брюшные ребра сохраняются ныне у некоторых ящериц, крокодилов и гаттерии, но у птиц и млекопитающих эти последние остатки костных рыбьих чешуй исчезли.

Однако кожа сохраняет свою способность к образованию покровной кости, и у многих пресмыкающихся и некоторых млекопитающих в качестве защитного панциря заново развиваются костные конкреции, чешуи или пластины. Такого рода явления распространены у вымерших рептилий. У ящериц часто образуются (по-видимому, вторично) костные чешуи, подстилающие роговые чешуи эпидермиса (рис. 92, В); у некоторых крокодилов имеется панцирь из более или менее квадратных костных пластин, покрытых роговым слоем. Костные пластины развиваются в коже у некоторых китов, но большинство млекопитающих, обладателей панциря, принадлежит к неполнозубым, уроженцам Южной Америки. Вымершие наземные ленивцы укрепили свою плотную кожу конкрециями покровной кости, погруженными в кориум; у броненосцев и близких к ним вымерших глиптодонтов костные пластины образуют полный панцирь, покрывающий спину; верхняя сторона головы и хвост часто также бывают защищены.

**ПАНЦИРЬ ЧЕРЕПАХ** (рис. 114). У вымерших рептилий существовало множество интересных примеров панциря, однако панцирь современных черепах является непревзойденным по полноте и прочности. Выше мы отмечали наличие роговых щитков на поверхности тела черепах; под этими щитками у большинства



Панцирь черепахи (*Testudo*). Вид сверху (А), снизу (Б) и сбоку (В). Швы между костными пластинами показаны сплошными линиями, а контуры роговых щитков — штриховыми. *c* — Costalia; *en* — entoplastron; *ep* — epiplastron; *hy* — hyoplastron; *hyp* — hypoplastron; *m* — marginalia; *m11* — самая задняя (одиннадцатая) marginale; *nu* — nuchale; *n1*—*n7* — neuralia; *p* — pygalia (postneuralia); *x* — xiphiplastron.

из них имеется прочный костный панцирь. Он состоит из выпуклого овального спинного щита, карапакса (сагарах), и плоской брюшной плиты — пластрона (plastron). По бокам две эти части соединены костными перемерками; панцирь имеет переднее и заднее отверстия для головы, конечностей и хвоста.

Карапакс состоит по существу из трех наборов пластин: 1) края окаймляет набор краевых пластин (marginalia); 2) спереди назад по средней линии пролегает ряд более или менее квадратных пластин, большинство из которых прирастает к находящимся под ними позвонкам и называется **невральными** (neuralia) (передний и задние элементы срединного ряда имеют особые названия); 3) между краевыми и невральными пластинами расположены восемь парных вытянутых поперечно **реберных** (плевральных) пластин (costalia), сросшихся с лежащими под ними ребрами. Элементы карапакса во многих случаях крепко сращены, так что швы между ними стерты; зато границы поверхностных роговых щитков часто отпечатываются на поверхности костного карапакса. Обычно границы между роговыми щитками карапакса (а также и пластрона) чередуются со швами между костными пластинами, что придает прочность конструкции панциря в целом.

Пластрон типичных черепах состоит из четырех парных пластин и переднего срединного элемента; их названия приведены на рис. 114. У примитивных



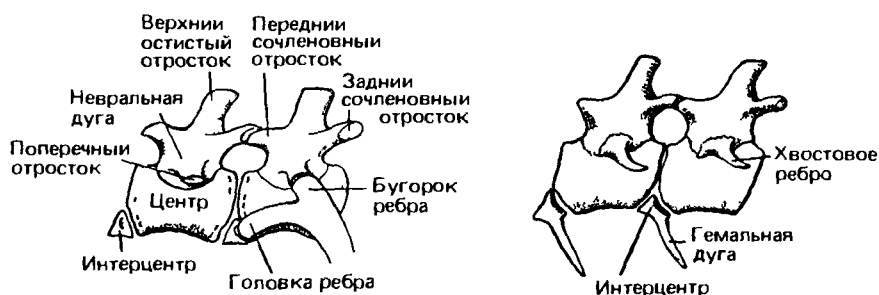
форм могут иметься дополнительные парные пластины. Три пластины на переднем крае на самом деле являются ключицами и межключицей покровного плечевого пояса, который обсуждается в этой главе позже; остальные элементы пластрона и все пластины карапакса черепах, по-видимому, являются новыми образованиями, хотя и имеются некоторые данные, свидетельствующие в пользу того, что в пластрон вошли покровные брюшные ребра.

## ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ

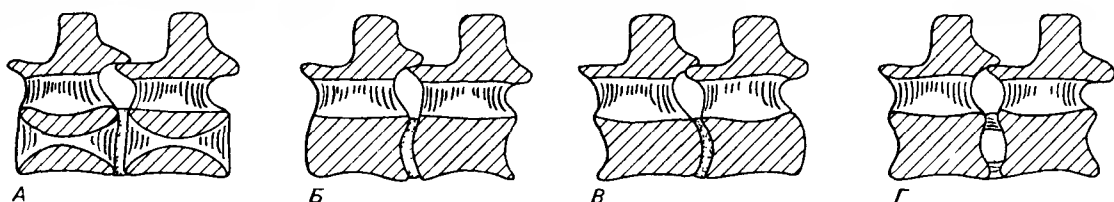
**ПОЗВОНКИ АМНИОТ** Многочисленные скелетные образования, которые предстоит описать, являются эндоскелетными; располагаются они (в отличие от элементов покровного скелета) в глубине тела; большинство из них первоначально формируется у зародыша в виде хрящей, которые обычно замещаются и дополняются костью. Подавляющее большинство эндоскелетных образований принадлежит к системе, называемой здесь **соматической**; посткраниальные элементы формируются из мезенхимы мезодермального происхождения, тогда как черепные могут формироваться из нервного гребня. Все соматические скелетные элементы, за исключением относящихся к конечностям, называют осевыми.

Главная осевая структура — это позвоночный столб, который замещает хорду в качестве основной продольной балки в теле позвоночного. Большая гибкость, которую обеспечивает хорда, приносится в жертву большей прочности; потребность в прочности, сообщаемой костными элементами, особенно велика у тетрапод, у которых спина должна выдерживать вес тела. В качестве дополнительной функции элементы позвоночника, разрастаясь вверх от области хорды, окружают и защищают спинной мозг.

Для начала рассмотрим относительно просто устроенные типичные позвонки амниот (рис. 115). Каждый позвонок, образованный у этих форм из кости, включает две основные части — невральную дугу и тело. Вентрально располагается тело (*corpus vertebrae*), или центр (*centrum*), которое функционально заменяет хорду. Обычно оно имеет форму катушки, сочлененной торцами с телами соседних позвонков. У некоторых рептилий оно вогнуто с обоих торцов — такие позвонки называются **амфицельными** (рис. 116, А). Полость, возникающая при этом между соседними телами, заполнена мягким материалом, который может происходить, по крайней мере частично, из хорды зародыша. У ранних ископаемых рептилий, а ныне у гаттерии и некоторых ящериц (гекконов) в телах позвонков имеется узкий сквозной продольный



Слева Два туловищных позвонка ранней генерализованной рептилии (передний конец обращен влево) Справа Два хвостовых позвонка



Схемы сагиттальных разрезов позвонков, показывающие различные типы тел. Передние концы обращены влево. А Прimitивный амфицельный тип, в данном случае тело пронизано отверстием для непрерывной хорды. Б Опистоцельный тип. В Процельный тип. Г По существу ацельный тип, но тела слегка двояковогнуты, в результате чего возникает полость для межпозвоночного диска (По Romer)

канал; благодаря этому хорда тянется как непрерывное (хотя с глубокими перехватами) образование.

Однако у большинства современных амниот хорда исчезла, за исключением — самое большое — тонких прослоек, лежащих между соседними телами. Последние стали цельными образованиями, торцевые поверхности которых плотно прилегают друг к другу. Позвонки, которые имеют плоские торцевые поверхности — что характерно для млекопитающих — называются **ацельными** (рис. 116, Г). Во многих случаях один торец тела имеет выпуклую поверхность и входит в вогнутое гнездо соседнего тела. Если вогнутое гнездо находится на переднем конце тела (это состояние наблюдается у большинства современных рептилий), то позвонок называется **процельным** (рис. 116, В), если оно расположено сзади — то **опистоцельным** (рис. 116, Б). Так как характер сочленовных поверхностей может локально изменяться на протяжении позвоночника, возникает множество различных отклонений от общепринятых схем. Заслуживает внимания образование в шее птиц **гетероцельных** позвонков с седловидными сочленовными поверхностями тел и появление сложных соединений между телами во втягивающейся шее черепах.

У рептилий и в хвосте млекопитающих может присутствовать ряд маленьких элементов — серповидных при взгляде с торца — которые вклиниваются снизу между соседними центрами. Это **интерцентры** (или **гипоцентры** — *intercentra s. hypocentra*) — остатки элементов, которые, как мы увидим, имели важное значение у низших тетрапод и их предполагаемых кистеперых предков. В хвосте к интерцентрам приращены **гемальные дуги** (*arcus haemales*), или **шевроны**, которые тянутся вниз в перегородке между мышцами двух сторон. Проксимально каждая гемальная дуга раздвоена; левая и правая ветви спускаются от интерцентра и огораживают пространство, в котором лежат главные кровеносные сосуды хвоста; обычно они соединяются под сосудами с образованием V- или Y-образной в поперечной плоскости фигуры. Как мы увидим ниже, гемальные дуги у рыб представлены не только в хвосте, но также и в туловище в качестве разновидности ребер — нижних ребер, отсутствующих у наземных позвоночных.

В большинстве случаев ребро причленяется к телу позвонка. Первично — к интерцентру, но у некоторых амниот это место крепления перемещается на центр, где может развиваться специальный **боковой отросток** (*parapophysis*), а в туловище млекопитающих — в положение между двумя соседними центрами.

Верхняя поверхность центра образует дно канала, вмещающего спинной

мозг. По обе стороны от него восходят широкие ветви **невральной дуги** (*arcu neuralis*), чаще всего прочно присоединенные к центру у взрослых особей. На спинном мозге они срастаются с образованием **верхнего остистого отростка** (*processus spinosus superior*), который тянется вверх между дорсальными мышцами двух сторон; следующие друг за другом остистые отростки обычно соединены между собой эластичной связкой. Проксимально на дуге часто имеется пара мощных поперечных отростков (*diapophyses*), к которым также крепятся ребра.

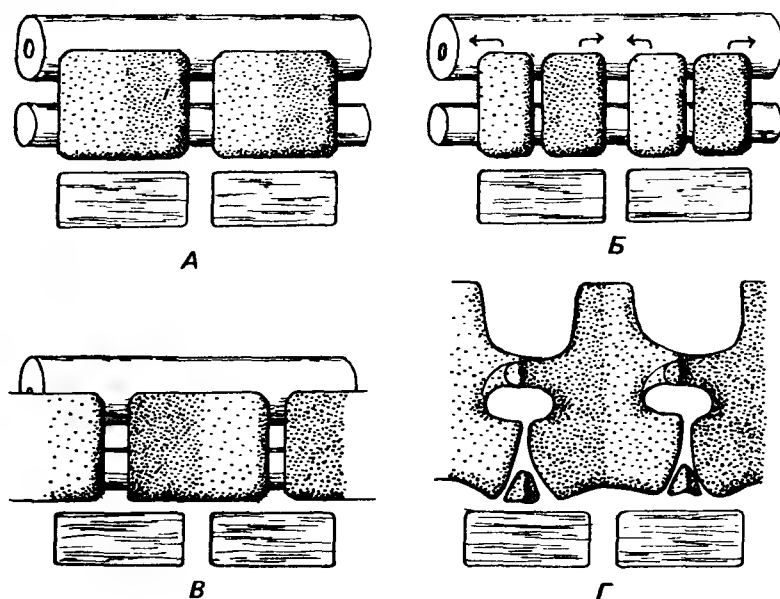
У тетрапод (и у некоторых костных рыб) позвоночный столб дополнительно укреплен суставами между соседними невральными дугами — через **парные сочленовные отростки** (*zygapophyses*); они допускают значительную вертикальную и горизонтальную гибкость позвоночника, но помогают предотвратить нежелательное продольное скручивание. Передние сочленовные отростки оканчиваются округлыми площадками, которые обычно обращены вверх и внутрь; им противопоставлены обращенные вниз и наружу площадки на задних сочленовных отростках дуги расположенного впереди позвонка. Иногда имеются отростки, дополнительно сочленяющие соседние невральные дуги для еще более прочного соединения позвонков. Под зигапофизами имеются проемы между следующими друг за другом невральными дугами — **межпозвоночные отверстия** (*foramina intervertebralia*), через которые проходят спинномозговые нервы.

Мы описали структуры, которые в норме наблюдаются у высших классов позвоночных; у амфибий и различных групп рыб существует большое разнообразие типов позвонков. Однако прежде чем их обсуждать, следует кратко рассмотреть эмбриональное развитие позвонков у амниот.

При обсуждении дифференцировки мезодермы было отмечено, что значительное количество мезенхимы образуется из медиальной стенки каждого сомита — эта область известна под названием **склеротома** (см. рис. 81). Его главная функция — формирование позвонков; склеротомные клетки пластом устилают с боков хорду и спинной мозг напротив каждого сомита.

Число позвонков взрослой особи соответствует числу сомитов, из которых получен их материал, так что можно было бы предположить, что каждый позвонок соответствует по положению мышечному сегменту, образованному тем же сомитом. В действительности это не так; во всяком случае у амниот позвонки чередуются с мышечными сегментами, и мезенхима, из которой строится позвонок, происходит из половин склеротомов двух соседних сомитов. У многих амниот на ранних стадиях происходит разграничение между передней и задней частями листка мезенхимы каждого сегмента. В ходе дальнейшего развития передняя половина позвонка образуется из задней части листка мезенхимы одного сегмента, а задняя половина — из передней части мезенхимы последующего сегмента (рис. 117).

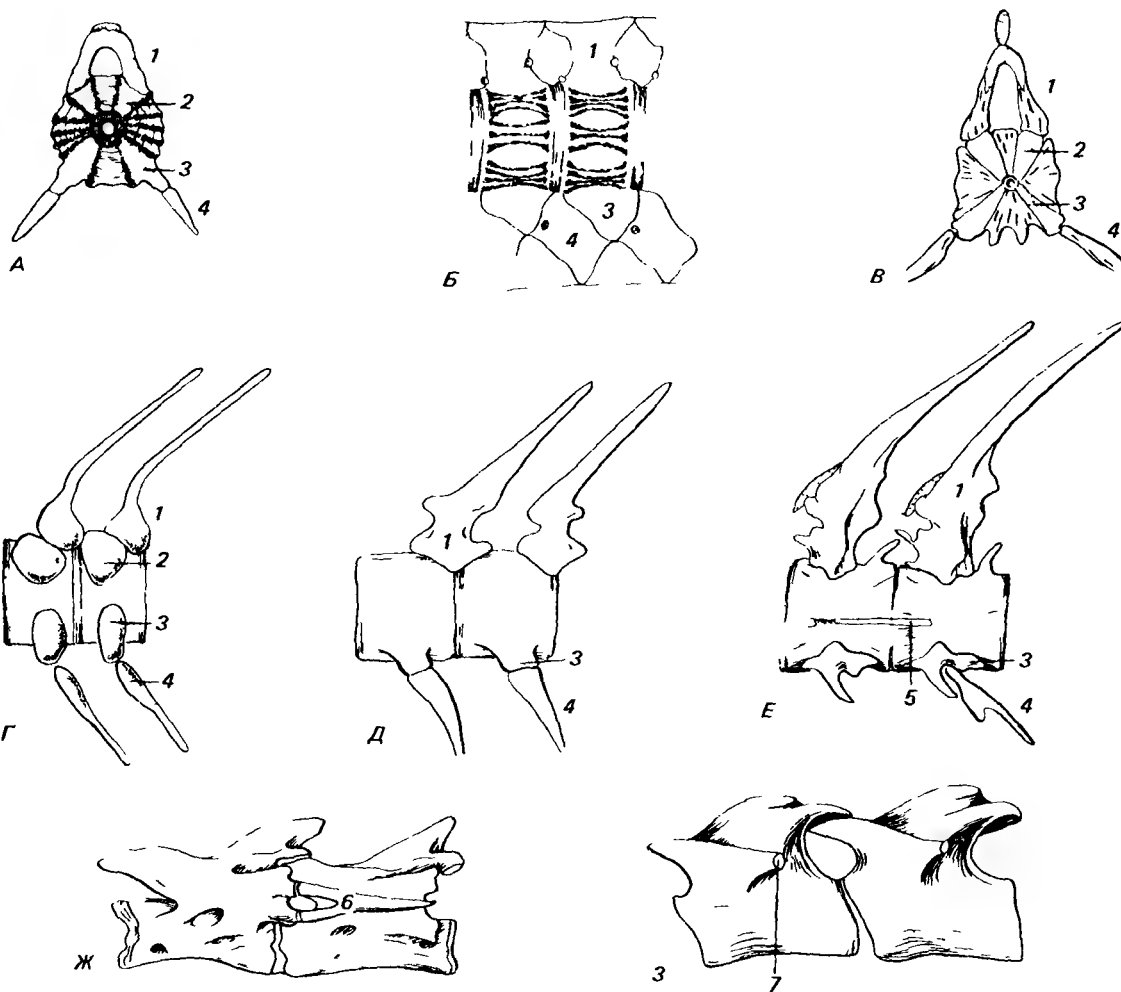
У рыб и многих низших тетрапод организованная в виде миомеров осевая мускулатура мощно развита и имеет важное значение при передвижении. Развиваемая мышечными сегментами сила в большой степени ложится на их связи с позвонками и ребрами. Но для того чтобы быть эффективным, каждый сегмент должен быть связан с двумя последовательными позвонками; следовательно, структуры позвоночника — по крайней мере невральные и гемальные дуги — должны чередоваться с мышечными структурами. Осевая мускулатура сохраняет первичную сегментацию сомитов; сегментация позвоночника, развивающаяся поз-



Схемы, иллюстрирующие судьбу мезенхимы при формировании позвонков у амниот. Передний конец обращен влево. А. Схема склеротомов двух сомитов (вид сбоку); за ними условно изображены нервная трубка и хорда, а внизу — принадлежащие этим сомитам сегменты мускулатуры. Б. Склеротомы расщепились на переднюю и заднюю половины, которые отодвигаются друг от друга. В. Смежные половины соседних склеротомов слились. Из этих новых блоков склеротомного материала образуются следующие друг за другом позвонки. Г. Схематически представлено (посредством разной густоты точек) двойное — из частей двух сегментов — происхождение позвонка взрослого животного. В результате этого, казалось бы, странного пути развития позвонки расположены между сегментами, а не в сегментах (что видно при соотношении их с блоками, сохраняющими первичную сегментацию).

же и в филогенезе, и в онтогенезе, подчинена сегментации мускулатуры и сдвинута по отношению к ней на полсегмента. У рыб большая часть волокон осевой мускулатуры крепится не прямо на позвонках, а на листках соединительной ткани (миосептах; см. т. I, с. 319), но эти миосепты прикрепляются к невральным и гемальным дугам, т. е. принцип чередования сохраняется. Тела позвонков низших позвоночных сильно варьируют по положению относительно сегментов. Сложный путь их развития у амниот, по-видимому, связан больше с механикой развития, чем с функцией во взрослом состоянии.

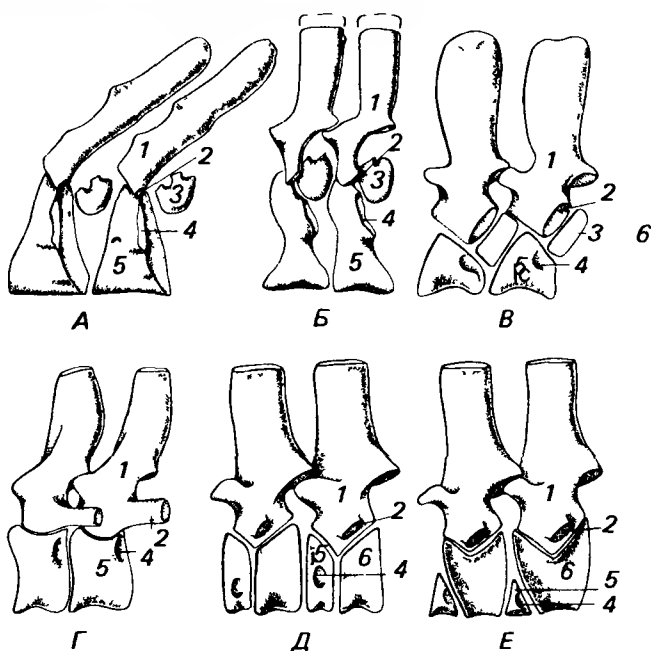
**ПОЗВОНКИ АНАМНИЙ** (рис. 118, 119). Рассмотрение очень разнообразных по строению позвонков рыб и земноводных мы начнем с ознакомления с достаточно простой судьбой невральных дуг. Эти дуги имеются во всех случаях. В хвосте миксин на месте невральных дуг находятся крошечные хрящи. У миног в передних туловищных сегментах с обеих сторон имеется маленький хрящ невральной дуги; позади в каждом сегменте могут находиться два маленьких парных хряща. У хрящевых рыб (рис. 118) вдобавок к собственно невральным дугам имеются дополнительные невральные элементы, которые заполняют проемы между ними, заключая спинной мозг в сплошную хрящевую оболочку. Присутствие «добавочных» дуг (интерневралий, или дорсальных вставочных пластинок (*interdorsalia*)) вторично, потому что у всех древних ископаемых групп, для которых известен позвоночник (включая примитивных панцирных рыб и древних



А—Е. Туловищные позвонки рыб. А. Поперечный срез позвонка акулы *Lamna*; видны основания дуг, вклинивающиеся в тело. Обызвествленные участки показаны сплошным черным цветом. Б. Вид сбоку двух сегментов позвоночника той же акулы. Элементы, находящиеся между невральными дугами, полностью замыкают канал для спинного мозга; комплекс мелких элементов представляет собой короткие нижние ребра (гемальные дуги). Основания верхних дуг закрыты нижними частями самих невральных дуг. В. Поперечный срез позвонка костистой рыбы *Esox*; строение этого позвонка сходно со строением позвонка акулы. Г. Вид сбоку двух позвонков молодого экземпляра *Atia*; видны основания как верхних, так и нижних дуг, обособленные от собственно тел позвонков. Д. Позвонки взрослого экземпляра *Atia*; основания дуг включены в тело позвонка. Е. Вид сбоку позвонков *Esox* (ср. с В). Основания нижних дуг обособлены; как и у акулы, основания верхних дуг скрыты самими невральными дугами. Ж. Позвонки хвостатой амфибии *Necturus*, при которых имеются короткие ребра. З. Два позвонка лягушки. 1 — невральная дуга; 2 — основание верхней дуги; 3 — основание нижней дуги; 4 — нижнее ребро (= гемальная дуга); 5 — верхнее ребро; 6 — ребро; 7 — поперечный отросток. (Главным образом по Goodrich.)

акул), никогда не бывает более одной дуги на сегмент. У костных рыб и амфибий всегда присутствует лишь одна невральная дуга.

Судьба гемальных дуг у низших позвоночных также проста. В сущности, они сходны с гемальными дугами амниот, если не считать того, что их прикрепление к элементам тела позвонка изменчиво. Они не развиты у круглоротых,



Эволюция элементов позвонка от кистеперых до примитивных тетрапод и рептилий. Передний конец обращен влево. А. Два позвонка кистеперой рыбы; главным элементом тела позвонка является большой интерцентр, клиновидный при виде сбоку, серповидный при виде с торца; имеются маленькие парные плевроцентры. Б. Самый примитивный из известных для амфибий тип позвонков; строение позвонков этого типа сходно со строением позвонков кистеперых рыб. В. Типичные рахитомные позвонки, характерные для палеозойских лабиринтодонтов. Г. Позвонки стереоспондиального типа, характерные для поздних лабиринтодонтов; плевроцентры исчезли, и интерцентр образует все тело позвонка. Д. Эмболомерный тип, обнаруженный у вымерших форм, связанных с предками рептилий; плевроцентры разрослись и слились, образовав полное кольцевидное тело (центр); интерцентр представляет собой похожее, но более тонкое образование. Е. Примитивный тип позвонков рептилий, в котором (как и на Д) плевроцентры разрослись, сформировав большой настоящий центр; интерцентр уменьшился. 1 — невральная дуга; 2 — поперечный отросток невральной дуги для приращения бугорка ребра; 3 — плевроцентр (парный); 4 — место приращения головки ребра к интерцентру; 5 — интерцентр; 6 — центр. (А, Б по Jarvik.)

но их можно обнаружить в хвостовом отделе всех вышестоящих форм; у пластиножаберных здесь имеются (как и в случае невральных дуг) добавочные хрящи.

В эволюции тела позвонка наблюдается большое разнообразие<sup>1</sup>. Такого рода образования совершенно отсутствуют у круглоротых (которые, следовательно, могут называться позвоночными только из вежливости). У акул (рис. 118 А, Б) тела позвонков представляют собой короткие амфицельные цилиндры. Они построены далеко не просто. Частично они образованы концентрическими слоями хряща вокруг хорды и даже внутри оболочки хорды; в этих слоях обычно происходит обызвествление — часто сложными и специфическими спо-

<sup>1</sup> Долго было широко распространено мнение, что тело позвонка образовалось из четырех пар элементов дуг, «аркуалий» (arcualia), по-разному взаимно расположенных и скомбинированных. Эта привлекательная теория, хотя еще часто и упоминается в учебниках и руководствах, оказалась (увы!) несостоятельной.

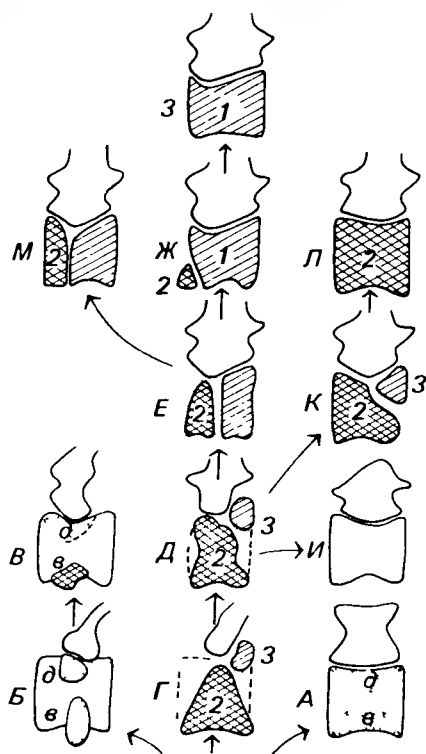
собами. Но непрерывность этих слоев нарушается сверху и снизу парными вставками из хряща иного строения. Они лежат под местами присоединения невральных и гемальных дуг (последние представлены нижними ребрами), служат в качестве оснований для дуг и часто бывают сращены с ними. У костных рыб подобные основания дуг присутствуют в качестве обособленных структур во время эмбрионального развития. У большинства двоякодышащих, латимерии, осетров и веслоносов только хрящевые основания дуг образуют тела позвонков взрослых особей, а хорда сохраняется в качестве толстого тяжа без перехватов. Но у большинства лучеперых — многопера, амии, панцирных рыб и всех костистых — область тела позвонка полностью окостеневает и основания дуг во взрослом состоянии срастаются с телом или замуровываются в него (рис. 118, В — Е). У небольшого числа рыб, таких, как ильная рыба (*Amia*), имеются два тела позвонка на сегмент в задней части туловища (такая же ситуация наблюдается у некоторых ископаемых амфибий).

Палеонтологическая летопись предоставляет нам ряд ступеней, ведущий, по-видимому, от позвонков кистеперых рыб к разнообразным позвонкам большой вымершей группы амфибий (лабиринтодонтов) и далее к позвонкам амниот (рис. 119, 120).

В позвонках кистеперых в области тела присутствуют два набора окостенений. Хорда, конечно, у ископаемых не сохраняется, но, по-видимому, она всегда была достаточно толстой. С обеих сторон, сразу под невральной дугой, имеется маленькая костная пластинка. Предполагается, что это элемент, называемый у ископаемых амфибий плевроцентром (*pleurocentrum*); у амниот он разросся и превратился в собственно центр (*centrum*). Снизу хорду охватывает одиночный срединный элемент — клиновидный при виде сбоку и серповидный, если смотреть с торца. Это **гипоцентр** (*hypocentrum*); хотя он намного крупнее, чем интерцентр рептилий, но тем не менее, несомненно, является его гомологом, на что указывает его связь в хвосте (такая же, как у рептилий) с гемальной дугой.

При сравнении этих элементов у кистеперых со структурами тела позвонка других рыб (рис. 120) разумно допустить, что плевроцентры соответствуют основаниям верхней дуги, а интерцентр — сросшейся паре оснований нижней дуги. Но в отличие от того, что мы наблюдаем у большинства лучеперых, у кистеперых окостенение в теле позвонка не идет дальше, как будто бы основания дуг, так сказать, поглотили все потенции к окостенению, которыми обладало тело позвонка в целом.

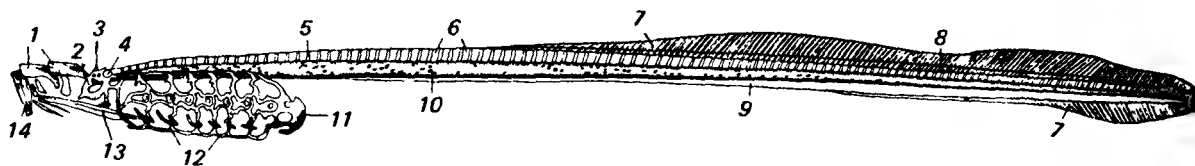
Этот тип тела позвонка обычно называют **рахитомным**; он характерен не только для кистеперых рыб, но также и для многих из древнейших и наиболее примитивных амфибий; кроме того, он давно известен для многих более поздних лабиринтодонтов. Однако у этих амфибий и произошедших от них рептилий проявляется тенденция к консолидации и более полному окостенению тела позвонка за счет разрастания плевроцентра, интерцентра или их обоих. Среди самих лабиринтодонтов, а именно у поздних членов этой группы, наблюдалась тенденция к редукции плевроцентра и разрастанию интерцентра до такой степени, что только он один образует полноценное цилиндрическое тело позвонка — это так называемый **стереоспондильный** тип позвонка. У форм, более близких к предкам рептилий, напротив, два плевроцентра, разрастаясь, образуют полное кольцо. В одной из этих групп животных обнаружен **эмболомерный** тип поз-



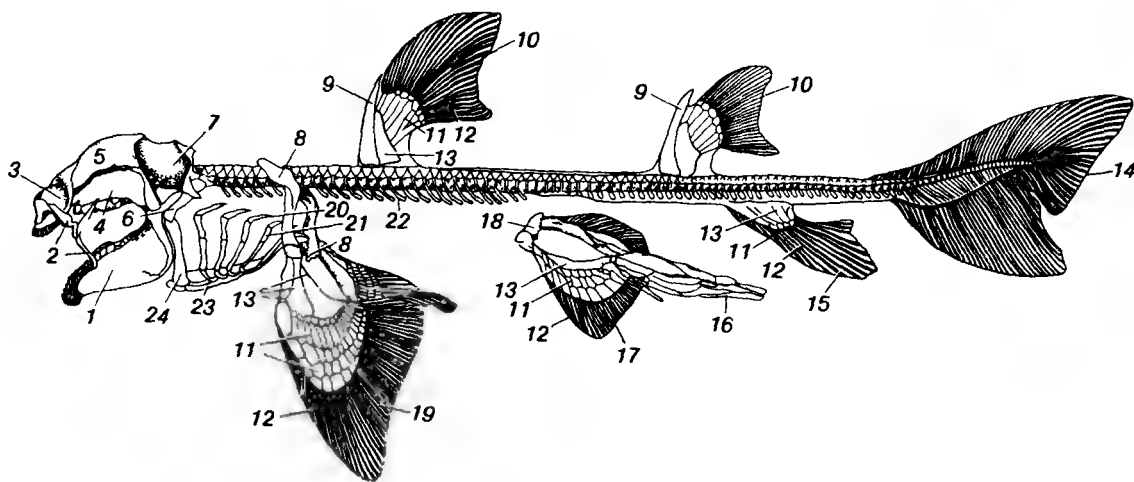
Схемы, показывающие возможный ход эволюции строения тела позвонка 1 и 2 (на рис. А, Б и В) основания верхней и нижней дуг, наблюдаемые у многих рыб, это части тела позвонка, поддерживающие соответственно невральные дуги и гемальные дуги (или нижние ребра) У кистеперых и многих тетрапод основания дуг, по-видимому, представлены плевроцентрами (3) и интерцентром (2 на Г, Д, Е, К, Л, М). Хрящ показан мелкими точками; хрящ оснований дуг — более крупными точками, плевроцентры заштрихованы простой штриховкой, а интерцентры — двойной; части окостенения тела, не относящиеся к основаниям дуг — просто белые. Вместе с элементами дуга показана невральная дуга или ее часть. Передние концы позвонков обращены влево

А Позвонок акул; основания дуг включены в хрящевое тело Б Эмбриональный позвонок *Ambia*, имеющий, по-видимому, исходное для лучеперых строение — основания дуг сформированы обособленно от остального хрящевого тела В Позвонок костистых рыб; тело окостеневшее, включает основания верхней дуги, а в некоторых случаях также и основания нижней дуги Г Позвонок кистеперых, вероятно, исходный для тетрапод; значительная часть тела всегда оставалась хрящевой, но пара маленьких оснований верхней дуги окостеневали в качестве плевроцентров, а аналогичные нижние элементы сливались в клиновидный интерцентр Д Позвонок древнейших известных амфибий, сходный по строению с позвонком кистеперых. Е Встречающийся у ископаемых лабиринтодонтов тип позвонка, ведущий к позвонку рептилий; плевроцентры увеличились в размерах и, слившись, образовали кольцевидное «настоящее» тело (центр) Ж Прimitивные рептилии; центр увеличился в ущерб интерцентру, который сильно редуцирован. З. Продвинутые рептилии, птицы, млекопитающие. Интерцентр исчезает, и все тело позвонка соответствует разросшимся плевроцентрам И Современные амфибии, тело окостеневает в форме единой «катушки», в которой нет следов оснований дуг. К. Позвонок рахитомных лабиринтодонтов; интерцентр большой и клиновидный, плевроцентр всегда мал. Л Поздние стереоспондильные лабиринтодонты; плевроцентры исчезают, и интерцентр составляет все тело позвонка М. Вымершие эмболомерные лабиринтодонты; и плевроцентры, и интерцентр образуют полные кольца.





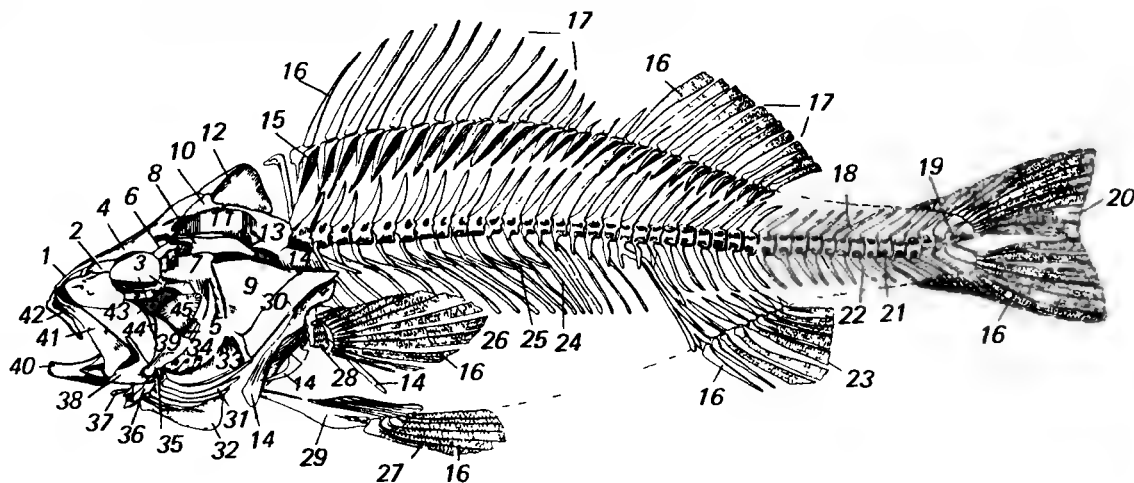
Скелет миноги *Petromyzon* 1 — верхние хрящи ротового отдела; 2 — хрящевая дужка вокруг глазницы; 3 — отверстие обонятельной капсулы; 4 — слуховая капсула; 5 — невральные дуги; 6 — волокнистая оболочка спинного мозга; 7 — кожные плавниковые лучи; 8 — продольная связка, соединяющая верхушки невральных дуг; 9 — волокнистая оболочка вокруг спинной аорты; 10 — хорда; 11 — околосердечный хрящ; 12 — хрящи жаберной решетки; 13 — хрящ языка, 14 — кольцевидный хрящ, окружающий ротовое отверстие. В жаберной решетке кружочками показаны отверстия жаберных мешков. (Из Dean.)



Скелет акулы (*Cestracion*) 1 — нижняя челюсть; 2 — губные хрящи; 3 — обонятельная капсула; 4 — palatoquadratum (верхняя челюсть); 5 — глазница, 6 — hyomandibulare; 7 — слуховая капсула; 8 — плечевой пояс; 9 — плавниковые шипы; 10 — спинные плавники; 11 — радиальные элементы плавников; 12 — кожные лучи плавников; 13 — базальные элементы плавников; 14 — хвостовой плавник, 15 — анальный плавник; 16 — птеригоподии самца; 17 — брюшной (тазовый) плавник; 18 — тазовый пояс; 19 — грудной плавник; 20 — pharyngobranchiale; 21 — epibranchiale; 22 — ребра; 23 — basibranchiale; 24 — ceratohyale. (Из Dean.)

вонка, при котором и плевроцентр, и интерцентр, являясь кольцами, образуют двойное тело позвонка в каждом сегменте<sup>1</sup>. Однако у настоящих предков рептилий интерцентр, наоборот, редуцировался до состояния маленького вентрального «полумесяца», описанного выше, тогда как плевроцентры увеличились и срослись, образовав настоящий центр. Позвонки лабиринтодонтов весьма разнообразны, и ситуация не так проста, как это часто кажется по кратким описаниям, подобным нашему.

<sup>1</sup> У некоторых рыб, в частности у костного ганоида амии, «двойные» тела позвонков развиты в задней части позвоночника, а у химер в каждом сегменте может присутствовать по несколько обызвествленных колец вокруг хорды; однако пути формирования этих структур не похожи на тот, что пройден эмболомерным позвонком.



Скелет костистой рыбы (*Perca*). Обозначения некоторых элементов черепа отличаются от использованных на рис. 173; эти обозначения обычно используются в работах по костистым рыбам. 1 — ethmoideum, 2 — prefrontale; 3 — suborbitalia, 4 — frontale; 5 — symplecticum (связывает гиомандибуляре с квадратной костью); 6 — postfrontale; 7 — hyomandibulare; 8 — squamosum; 9 — operculum; 10 — parietale, 11 — epioticum; 12 — supraoccipitale; 13 — posttemporale; 14 — различные части плечевого пояса; 15 — опорные элементы спинных плавников; 16 — кожные лучи плавников, 17 — спинные плавники (передний поддерживается мощными кожными шипами), 18 — верхний остистый отросток; 19 — уростиль; 20 — хвостовой плавник; 21 — тело позвонка; 22 — нижний остистый отросток; 23 — анальный плавник; 24 — ребра; 25 — отростки ребер; 26 — грудной плавник; 27 — брюшной плавник, 28 — скелет грудного плавника; 29 — тазовый пояс; 30 — suboperculum; 31 — бранхиостегальные лучи (radii branchiostegi); 32 — urohyale (вентральный придаток гиоидной дуги), 33 — interoperculum; 34 — preoperculum; 35 — angulare; 36 — ceratohyale, 37 — hypobranchiale (glossohyale); 38 — articulare; 39 — quadratum; 40 — dentale, 41 — maxillare, 42 — premaxillare; 43, 44, 45 — кости небного комплекса. (Из Dean.)

До сих пор мы еще не касались строения тела позвонка у современных отрядов амфибий (рис. 118 Ж, 3). Объясняется это «маленьким недоразумением»: мы просто не можем найти им места в только что представленной и, казалось бы, ясной картине эволюции позвонков у других тетрапод. У хвостатых и безногих земноводных тела позвонков представляют собой по существу простые цилиндры (несколько неправильных очертаний), в которых нельзя выявить элементы, соответствующие обособленным плевроцентрам и интерцентрам; они окостеневают прямо из мезенхимы, в лучшем случае им предшествует незначительная хрящевая стадия. У большинства лягушек и жаб развивается простой цилиндр из хряща, который окостеневают как одно целое с невральная дугой; у прочих бесхвостых тело позвонка представлено во взрослом состоянии только окостенением в верхней половине цилиндра. Если современные амфибии не сформировались независимо от всех остальных наземных позвоночных (что совершенно неправдоподобно), то разумно полагать, что эти структуры современных амфибий развились из структур, характерных для кистеперых рыб и ранних лабиринтодонтов. Однако, поскольку до сих пор не удается уверенно связать типы позвонков современных амфибий (и большинства вымерших лепоспондильных) с любыми другими, полагают, что в процессе их эволюции произошло значительное вторичное упрощение.

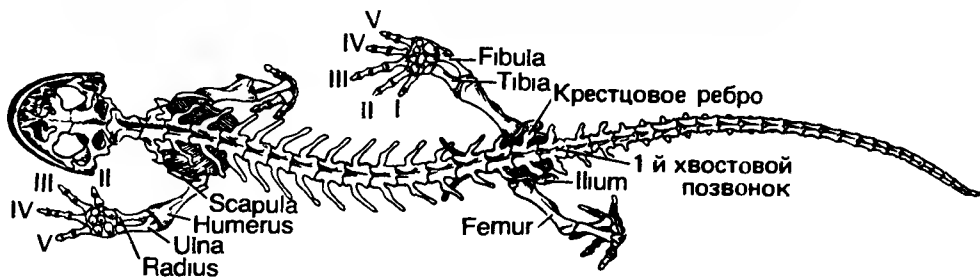
**РАЗЛИЧИЯ ПОЗВОНКОВ РАЗНЫХ ОТДЕЛОВ** Очевидно, что позвонки в разных отделах позвоночника по строению сильно отличаются друг от друга. У высших позвоночных отделы позвоночника можно идентифицировать по характеру ребер, их наличию или отсутствию; но у многих рыб, ранних амфибий и различных рептилий ребра имеются на каждом позвонке — от затылка до основания хвоста. У рыб группу хвостовых позвонков можно отличить от туловищных по присутствию на хвостовых гемальных дуг; как будет отмечено ниже, у тетрапод развиваются специализированные ребра для прикрепления тазового пояса, что отличает крестцовый (сакральный) отдел, более четко разделяющий предкрестцовый (пресакральный) и хвостовой отделы. В ходе формирования шеи у наземных форм в ней наблюдается тенденция к укорочению ребер, прирастанию их или исчезновению (что отмечено ниже); на этом основании шейный отдел можно отличить от спинного отдела, принадлежащего собственно туловищу. Уже у примитивных тетрапод задние ребра туловища, как правило, относительно коротки, а у млекопитающих здесь развивается участок, лишенный свободных ребер, так что в их туловище можно различить грудной и поясничный отделы<sup>1</sup>. Таким образом, в ходе эволюции позвоночник дифференцировался на отделы в следующем порядке:



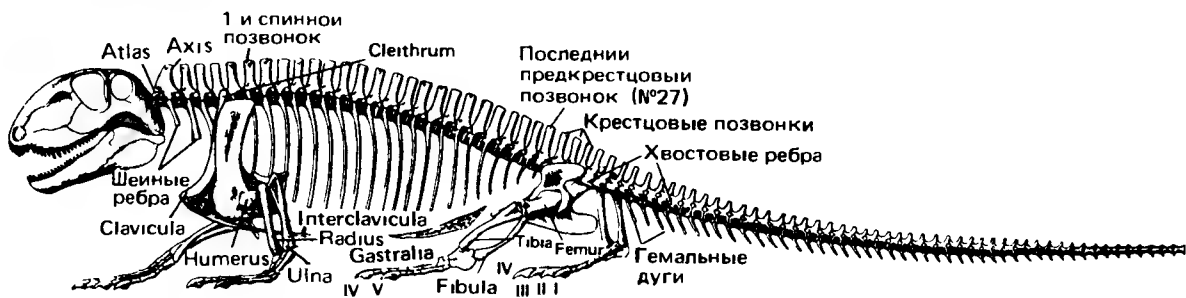
Несмотря на известную изменчивость у ранних тетрапод обычно, по-видимому, было примерно 30 предкрестцовых позвонков, из которых около 7 были шейными. У амфибий в норме только один крестцовый позвонк (рис. 124). Первично хвост был длинным и включал до 50 или более позвонков. У современных амфибий число позвонков очень разнообразно: вытянутые гимнофионы имеют примерно 200 позвонков; у типичных же бесхвостых амфибий позвоночник редуцировался до 9 позвонков и стержневидного уростиля (*urostyle*), представляющего собой несколько слившихся хвостовых позвонков. Примитивные рептилии, по-видимому, имели примерно 27 предкрестцовых позвонков и длинный хвост; как правило, у них было 2 или более крестцовых позвонков. У рептилий число позвонков также очень разнообразно; у змей может насчитываться несколько сотен позвонков, а у черепах позвоночник может быть очень коротким. У некоторых ранних зверообразных рептилий, таких, как диметродон, верхние остистые отростки сильно вытянуты; соединенные кожей перепонкой, они образовывали «парус» над спиной, который, вероятно, отражает примитивную попытку к терморегуляции.

Любопытное строение хвостовых позвонков наблюдается у гаттерии, некоторых ящериц и некоторых древних рептилий. Посередине длины тела каждого хвостового позвонка имеется почти полная неокостеневшая прослойка, разделяющая его переднюю и заднюю половины. По такому «слабому месту» хвост

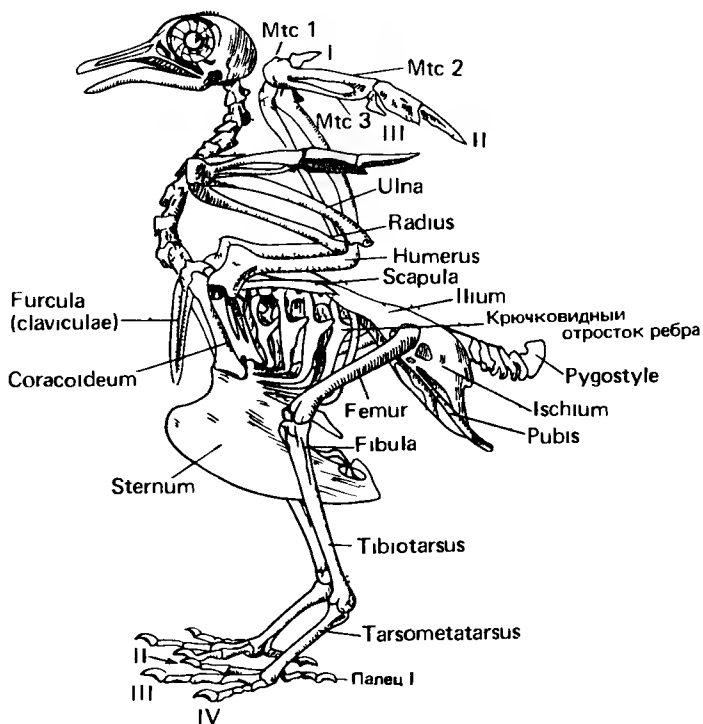
<sup>1</sup> Есть основания выделять грудной отдел у всех амниот как обладателей грудной клетки, относя к нему все позвонки, связанные через ребра с грудиной. Однако при использовании такого критерия позвонки со свободными, хотя и укороченными, ребрами попадают в состав шеи (это традиционно принято для птиц) и поясницы — *Прим ред*



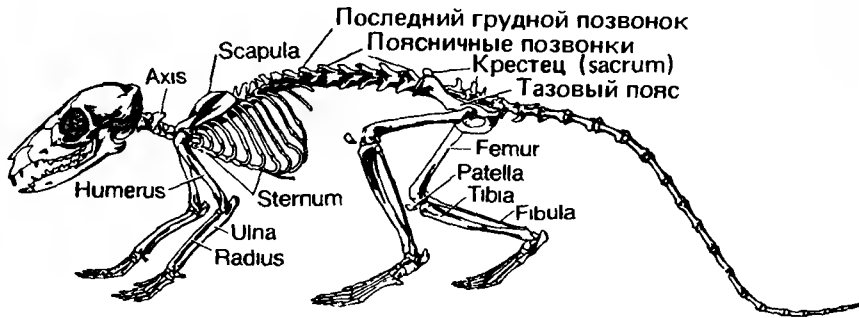
1 121 Скелет хвостатой амфибии (вид сверху) (Из Schaeffer)



1 125 Скелет генерализованной примитивной рептилии (пермского пеликозавра *Haptodus*)



1 126 Скелет птицы (голубя) Mtc — metacarpale, римскими цифрами обозначены пальцы (По Heilmann)



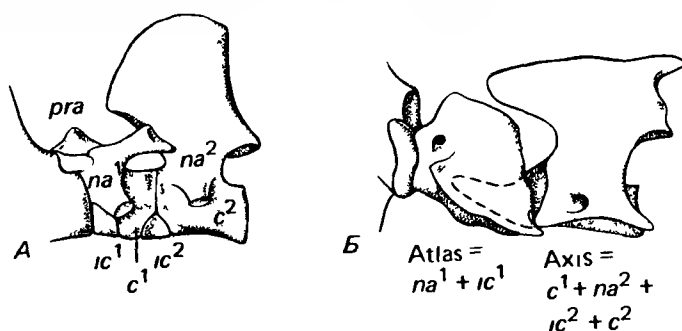
Скелет генерализованного млекопитающего (тупайи). (Из Gregory.)

может целиком отбрасываться и затем регенерировать (в несколько дефектном виде). Внешне эта конструкция похожа на двойные тела позвонков некоторых рыб и эмболомерные позвонки амфибий, но здесь она, несомненно, является результатом специализации, а не примитивным состоянием. Подобное явление аутономии и регенерации хвоста имеет место в двух семействах хвостатых амфибий, но здесь разлом происходит между двумя соседними позвонками у основания хвоста.

У птиц четко обособленный шейный отдел имеет весьма различное число позвонков. Большая часть грудных позвонков, как правило, сливается воедино для более экономичной передачи веса тела на крылья в полете. Задние грудные, поясничные и передние хвостовые позвонки обычно срастаются с истинными крестцовыми в вытянутый сложный крестец (*synsacrum*), поддерживающий тазовый пояс; таким образом, позвоночник птиц позади шеи почти лишен гибкости. Костная основа хвоста сильно укорочена и завершается образованным из слившихся позвонков пигостилем (*pygostyle*), с которым связаны рулевые перья.

Предковые млекопитающие, как и ранние рептилии, имели, по-видимому, около 27 предкрестцовых позвонков и два или три крестцовых. Однако у них существовала тенденция к относительному укорочению и ослаблению хвостового отдела. Замечательным постоянством характеризуется у млекопитающих число шейных позвонков, не имеющих свободных ребер,— их почти всегда семь. Лишь в немногих случаях (древесные ленивцы, ламантины) это правило нарушается, так что и кит без выраженной шеи, и жираф имеют по 7 шейных позвонков, соответственно укороченных или вытянутых. Число спинных позвонков обычно укладывается в два десятка и, как правило, остается довольно постоянным в пределах многих семейств и отрядов млекопитающих. Однако число ребер и, следовательно, соотношение числа грудных и поясничных позвонков изменчиво. Так, у копытных из семейства полорогих число спинных позвонков почти всегда равно 19, но грудных может быть от 12 до 14, а поясничных соответственно от 7 до 5. Крестцовых позвонков у млекопитающих обычно бывает от 3 до 5. Хвост млекопитающих сильно варьирует по длине и числу позвонков — от практически полного его отсутствия у человека и высших приматов до 50 хвостовых позвонков у некоторых форм.

**КОМПЛЕКС АТЛАНТА И ЭПИСТРОФЕЯ** (Рис. 128). У рыб голова и туловище взаимно неподвижны. У тетрапод важное значение имеет независимое движение головы, которому способствуют модификация самых первых позвонков и соче-



Комплекс атланта и эпистрофея. А. Затылочный мыщелок и первые два позвонка примитивной рептилии (*Ophiacodon*). Б. Тот же самый отдел у типичного млекопитающего; происходит слияние элементов. Проатлант на А — это невральная дуга «утерянного» позвонка, тело которого слилось с затылком. На Б штриховой линией показано расположение зубовидного отростка ( $c^1$ ), который идет вперед внутрь кольца атланта.  $c^1$ ,  $c^2$  — центры первого и второго позвонков;  $ic^1$ ,  $ic^2$  — их интерцентры;  $na^1$ ,  $na^2$  — их невральные дуги, *pra* — проатлант.

ления позвоночника с черепом. Сочленовная поверхность на затылке — мыщелок — является у костных рыб единым округлым образованием, похожим на торец тела позвонка. Древнейшие амфибии сохранили такое его строение. Но у большинства амфибий, ныне живущих и ископаемых, единый мыщелок разделился на два — с каждой стороны по одному; соответствующим образом разделилась и сочленовная поверхность первого позвонка. Это позволяет голове поворачиваться вверх и вниз как на петлях, но допускает очень небольшой размах боковых движений. У большинства рептилий и у птиц мыщелок остается единым, но первые два позвонка, называемые атлантом (*atlas*) и эпистрофеем (*epistropheus* s. *axis*), видоизменились так, что обеспечивают значительную свободу движения.

У атланта интерцентр и невральная дуга образуют кольцо (у многих рептилий иногда имеется маленькая дополнительная невральная дуга впереди от дуги атланта — проатлант (*proatlas*). Центр первого позвонка остается независимым от собственно атланта и прирастает в качестве зубовидного отростка (*processus odontoideus*) ко второму позвонку — эпистрофею, который обычно имеет большой верхний остистый отросток для прикрепления связок. У млекопитающих (у которых, как и у амфибий, сочленение с черепом осуществляется посредством двух мыщелков) тело эпистрофея несет спереди отросток, входящий в вентральную часть кольца атланта<sup>1</sup>; эмбриологические данные показывают, что этот зубовидный отросток включает центр атланта, а также интерцентр самого эпистрофея. Голова может двигаться вверх и вниз относительно атланта; боковые движения головы и ее ротация вокруг продольной оси в основном происходят за счет движения атланта относительно эпистрофея.

**РЕБРА (COSTAE) У РЫБ.** Позвоночный столб является основной скелетной структурой, с которой взаимодействует мощная осевая мускулатура рыб, однако лишь малая доля мускулатуры непосредственно прикрепляется к позвонкам. Сила мышц прикладывается у рыб главным образом к соединительнотканым миосеп-

<sup>1</sup> Дорсальная часть занята спинным мозгом. — Прим. перев.

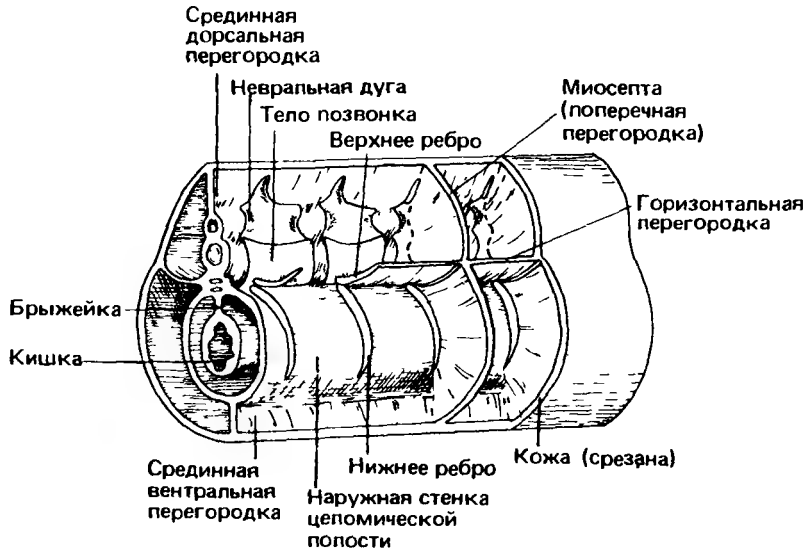


Схема внутреннего строения туловища позвоночного, показывающая соединительнотканый каркас и элементы осевого скелета. Вид с левого бока, как бы частично отпрепарированного — мышцы удалены из промежутков между перегородками. Элементы позвонков развиваются в соединительнотканной оболочке, окружающей спинной мозг и хорду; верхние и нижние ребра соответственно развиваются там, где поперечные перегородки пересекают горизонтальную перегородку или соединяются с наружной стенкой целома. (По Goodrich.)

там (myosomata) между соседними мышечными сегментами; ребра, формирующиеся в ответственных точках этих перегородок, соединяются с позвонками и повышают эффективность передачи мышечных сил.

У большинства рыб каждый мышечный сегмент и у зародыша, и у взрослой особи разделен на верхнюю и нижнюю части горизонтальной перегородкой, идущей вдоль всего тела (рис. 2 и 129). Естественными местами для формирования ребер являются ее пересечения с последовательными поперечными перегородками, или миосептами; у многих рыб здесь располагаются **верхние ребра**. Ребра могут развиваться также в тех местах, где миосепты достигают стенки целомиической полости. Такие ребра, обычные для рыб, называются **нижними (плевральными) ребрами** и сериально гомологичны гемальным дугам хвоста как рыб, так и тетрапод; у заднего конца полости тела нижние ребра двух сторон смыкаются между собой, а чуть каудальнее уже срастаются с образованием V-образного шеврона. Помимо этих двух основных типов ребер у костистых рыб в других местах миосепт можно обнаружить напоминающие ребра межмышечные косточки, увеличивающие прочность миосепт. Ребра, как и соединительная ткань, в которых они лежат, являются производными мезенхимы и обычно первоначально закладываются как хрящ, даже если и окостеневают впоследствии. Проксимально, рядом с позвонками, реберная мезенхима может происходить из склеротомов, а более дистально — из боковой пластинки мезодермы.

Круглоротые не имеют ребер. У акул могут иметься короткие ребра, которые, по-видимому, принадлежат к нижнему ряду. У многих костных рыб присутствуют только нижние ребра, но у многопера и многочисленных костистых рыб можно обнаружить и верхние, и нижние ребра.

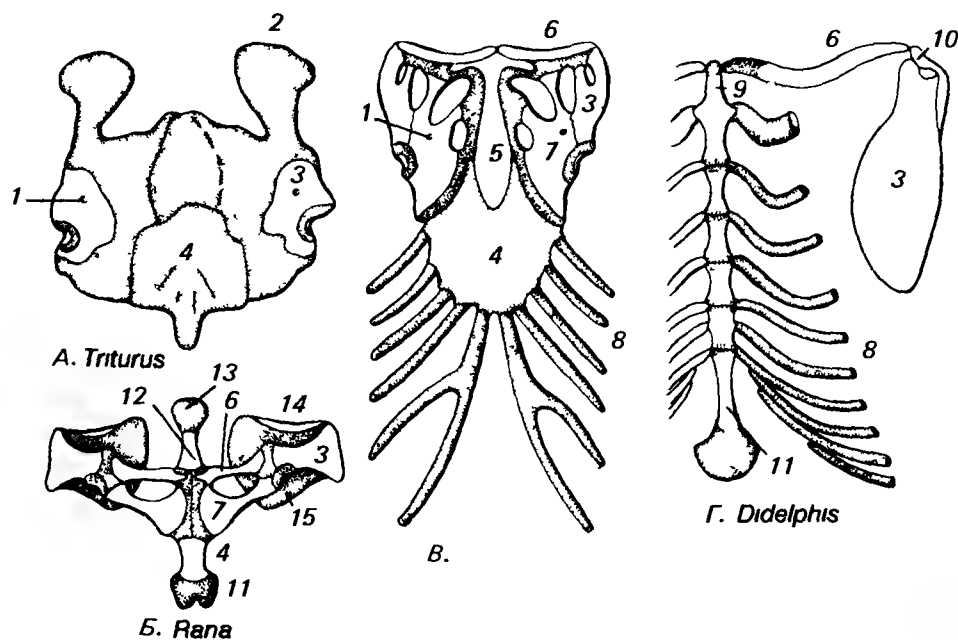
**РЕБРА ТЕТРАПОД** У тетрапод в сильно редуцированной мышечной стенке тела располагаются ребра только одного типа. Вероятно, эти ребра соответствуют верхним ребрам рыб, хотя некоторые авторы выражают по этому поводу сомнение. Как и у рыб, у предковых тетрапод ребра нес каждый позвонок от затылка до основания хвоста (см. рис. 125). Более передние — шейные — ребра короткие в связи с развитием гибкости в этой части тела. Грудной отдел обычно характеризуется толстыми и вытянутыми ребрами, которые через посредство мышц участвуют в опоре туловища на плечевой пояс. Эти грудные ребра у высших групп тетрапод связаны со срединным вентральным образованием — грудиной. У примитивных тетрапод позвонки поясничного отдела тоже могут нести ребра, но они относительно короткие. Одна или несколько пар сильно развитых крестцовых ребер, которые не дифференцированы у рыб, соединяют позвоночник с тазовым поясом. За тазом все более уменьшающиеся ребра могут располагаться в горизонтальной перегородке хвостовой мускулатуры.

У предковых тетрапод по крайней мере на передних позвонках ребра приобрели характерное двухголовчатое строение, хотя эти две головки и могут быть соединены тонкой костной перемычкой (рис. 115). Собственно головка ребра (*capitulum*) прикреплялась у ранних форм к интерцентру. С редукцией интерцентра у продвинутых тетрапод это прикрепление, как правило, сдвигается на передний край позадилежащего центра или в промежуток между центрами. Вторая, отсутствовавшая у рыб головка, называемая *бугорком* (*tuberculum*) является по существу коротким отростком изогнутой проксимальной части ребра и исходно прикреплена к поперечному отростку невральн. дуги. В задней части позвоночника две головки имеют тенденцию сближаться друг с другом и могут сливаться — при этом причленение собственно головки сдвигается вверх и назад. Мощные крестцовые ребра (одна пара или более) имеют широкую головку, короткий стержень и дистальное расширение, прилегающее к внутренней поверхности дорсального элемента тазового пояса. Крестцовые ребра неподвижно присоединяются к позвонкам, поясничные и хвостовые ребра, если они имеются, также причленяются неподвижно.

У современных амфибий ребра (как и позвонки) более резко отклонились от исходного для тетрапод состояния, чем ребра ранних рептилий. Они всегда сильно редуцированы и никогда не достигают грудины. У большинства лягушек и жаб они полностью отсутствуют, за исключением крестцового. У хвостатых земноводных имеются короткие ребра, иногда раздваивающиеся на дистальном конце. Проксимально каждое из них прикрепляется двумя головками к поперечному отростку своеобразного типа, несопоставимого с аналогичным отростком любой другой группы. У гимнофион ребра развиты хорошо.

Среди рептилий наблюдается большое разнообразие в строении ребер. Особенно примечательным является разнообразие характера сочленений с позвонками, осуществляемых одиночной или двойной головкой, одна или обе головки могут причленяться к поперечному отростку или же к центру. У чешуйчатых одноголовчатые ребра сочленяются с центром. Ребра наряду с туловищной мускулатурой имеют очень важное значение для передвижения змей, здесь они сильно развиты вдоль всего длинного туловища. У крокодилов ребра двухголовчатые, в шейном отделе собственно головка отходит от центра, но в туловище обе головки прикрепляются к поперечному отростку. Каждое грудное ребро у репти-





Вид снизу плечевого пояса с грудиной у различных тетрапод. Сравните вид сбоку на рис. 138 и 139. А — тритон; Б — лягушка; В — ящерица; Г — млекопитающее (опоссум). На рисунках передний конец обращен вверх. На А и В не видны направленные дорсально лопатки. На А один коракоидный хрящ частично перекрывает другой, показанный штриховой линией. 1 — foramen coracoideum, 2 — прокоракоидный отросток коракоидной пластинки; 3 — scapula; (у хвостатых амфибий это окостенение простирается вниз в область отсутствующего коракоида); 4 — sternum; 5 — interclavica; 6 — clavica; 7 — procoracoideum, 8 — costae sternales, 9 — presternum; 10 — acromion; 11 — xiphisternum; 12 — omosternum; 13 — episternum, 14 — cleithrum, 15 — надлопаточный хрящ (suprascapula). Хрящ обозначен точками (А, В и Г — по Parker.)

лий обычно состоит из двух сегментов — проксимального окостеневшего собственно ребра и дистального **грудинного ребра** (costa sternalis) (рис. 130), которое почти всегда остается хрящевым. Сустав между двумя сегментами ребра позволяет ему сгибаться; это используется для расширения и сжимания грудной клетки, что позволяет наполнять воздухом легкие и опустошать их. У черепах число ребер уменьшено; восемь пар ребер прочно сращены с лежащими над ними реберными пластинами карапакса.

У птиц шейные ребра прирастают к позвонкам (см. рис. 126); свободные ребра с окостеневшими грудинными сегментами приурочены к короткому грудному отделу. Эти ребра, как и ребра некоторых современных рептилий и ранних ископаемых тетрапод, несут направленные назад **крючковидные отростки** (processus uncinati) для прикрепления мышц. У млекопитающих шейные ребра обычно не заметны, но эмбриональное развитие показывает, что так называемые поперечные отростки шейных позвонков на самом деле включают короткие приросшие двухголовчатые ребра; отверстие, пронизывающее отросток, представляет собой промежуток между собственно головкой и бугорком ребра. Обособленные, хотя и неподвижные, шейные ребра имеются у однопроходных. На всех грудных позвонках млекопитающих присутствуют ребра, по которым и выделяют этот отдел; большинство из них внизу загибается вперед и через посредство хрящевых грудинных отделов (**реберных хрящей**, cartilagine

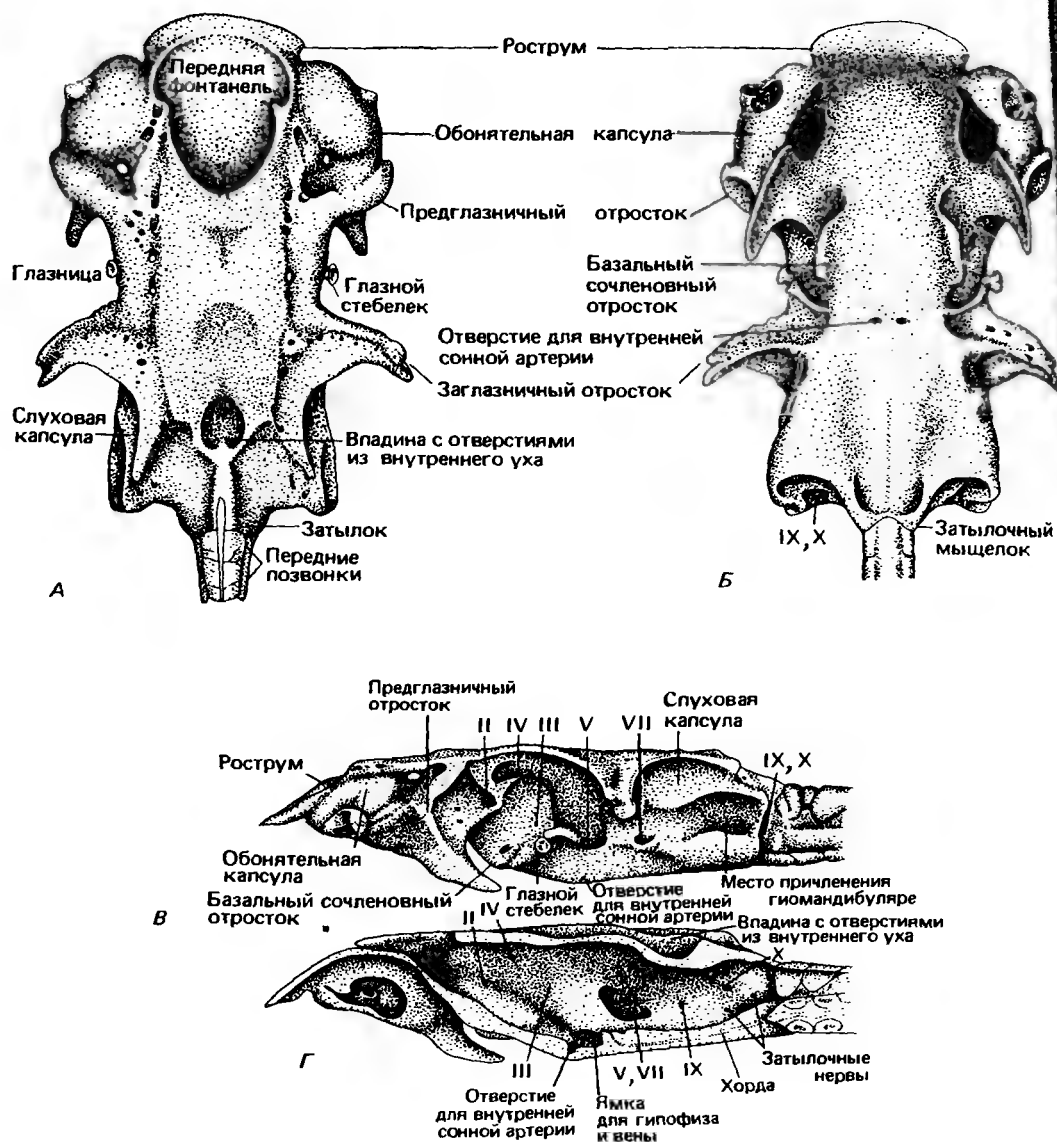
costales) соединяется с грудиной, но позади лежащие короткие «ложные ребра» скреплены с ней только через связочные соединения с последними из этих длинных ребер (см. рис. 127). Поясничные позвонки имеют длинные поперечные отростки; как и у шейных позвонков, эти отростки включают приросшее ребро и вследствие этого называются **плеврапофизами** (pleurapophyses). Хвостовых ребер у млекопитающих никогда не бывает.

**МОЗГОВАЯ КОРОБКА.** Мозговая коробка (chondrocranium s. neurocranium) из хряща или замещающей кости образует передний отдел осевого скелета, сильно видоизмененного здесь в связи с наличием мозга и специализированных органов чувств головы. У большинства позвоночных мозговая коробка срастается с покровными и висцеральными скелетными образованиями, формируя дефинитивный сложный череп. Однако у круглоротых и хрящевых рыб мозговая коробка по причине отсутствия покровных костей — по-видимому, вторичного — является обособленным скелетным элементом. Мозговая коробка акул имеет строение, которое, часто со значительными изменениями, сохраняется у всех челюстноротых позвоночных. У круглоротых, акул и некоторых костных рыб она сохраняет свое эмбриональное хрящевое состояние; у большинства других форм хрящ в большей или меньшей степени замещен костными элементами.

У акул мозговая коробка (рис. 131) напоминает корытце, образуя вокруг мозга дно, боковые стенки и неполную крышу. Крыша никогда не бывает полной; в ней имеются один или несколько дорсальных проемов — **фонтанелей** (fontanellae). Эта неполнота крыши сохраняется у большинства других позвоночных; у форм с костным покровным скелетом (таких, как панцирные рыбы) на поверхности головы находилась покровная крыша, поэтому полная крыша мозговой коробке была не нужна и развивалась лишь изредка.

У взрослых акул и по крайней мере у зародышей многих других форм можно различить четыре основных отдела мозговой коробки, а именно, затылочный, слуховой, глазничный и обонятельный. Самая задняя часть мозговой коробки — **затылочный отдел** — относительно узкая. Сзади в нем имеется **большое затылочное отверстие** (foramen occipitale magnum), через которое проходит спинной мозг. Под ним округлый **затылочный мыщелок** (condylus occipitalis) смыкается с первым позвонком. Хорда у зародыша, а иногда и у взрослого животного, тянется вперед в дне мозговой коробки от мыщелка до питуитарного тела, примыкающего к дну мозга. Спереди от затылочного отдела мозговая коробка расширяется, образуя **слуховой отдел**; здесь с каждого бока присоединена **слуховая капсула** (capsula auditiva), окружающая мешочки и каналы внутреннего уха. Еще дальше спереди (ростральнее) мозговая коробка сужается в **глазничный отдел**, образуя глазницы — **впадины**, в которых располагаются глазные яблоки и их мускулатура. Здесь срединное углубление в дне мозговой коробки маркирует положение гипофиза. Еще ростральнее мозговая коробка расширяется в **обонятельный отдел**, оканчивающийся рылом (rostrum); с каждого бока спереди от предглазничного отростка находится **обонятельная (носовая) капсула** (capsula olfactoria), которая окружает обонятельные органы.

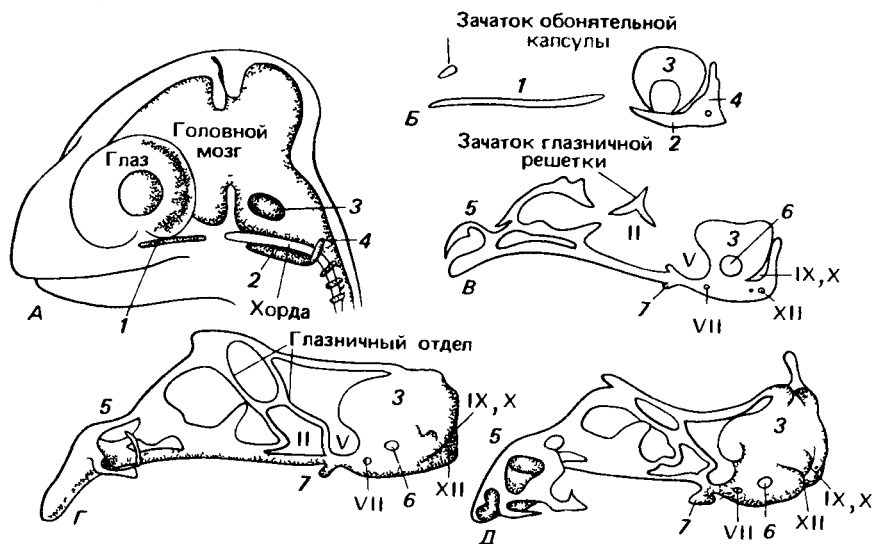
В мозговой коробке имеются многочисленные **отверстия** (foramina) для черепных нервов и кровеносных сосудов. Их расположение различается у разных форм, но картина на рис. 131 показана довольно типичная. Нервы I и VIII, связанные с обонятельным мешком и внутренним ухом, конечно, не выходят на поверхность. У акул на поверхность темени — обычно в срединное углубление,



Мозговая коробка акулы *Chlamydoselachus*; А. Вид сверху. Б. Вид снизу. В. Вид сбоку. Г. Сагиттальный разрез. Отверстия для нервов обозначены римскими цифрами. (По Allis.)

или впадину, в крыше мозговой коробки — открываются протоки из полостей внутреннего уха (см. гл. 15). Снизу в области гипофиза располагаются отверстия для сонных артерий, снабжающих кровью мозг, а сбоку — другие артериальные и венозные отверстия.

С наружной поверхностью слуховой капсулы довольно свободно сочленяется специализированный элемент висцерального скелета — гиомандибуляре, через которое челюсти получают опору со стороны мозговой коробки. Хрящи, образующие верхнюю челюсть акул, тоже сочленяются с мозговой коробкой (рис. 166). У большинства акул эти хрящи рыхло соединяются впереди с нижней поверхностью мозговой коробки, а у примитивных акул имеют дополнительное сочленение с отростком мозговой коробки позади глазницы. У высших рыб и ранних тетрапод это последнее соединение, как правило, редуцировано или отсутст-



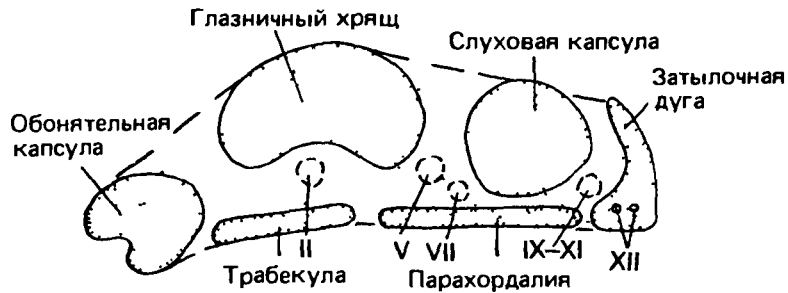
Стадии эмбрионального развития мозговой коробки ящерицы. На А в качестве ориентиров даны контуры головы, головного мозга и хорды. А — самая ранняя стадия, Д — самая поздняя. Появляются главные составные элементы мозговой коробки — трабекулы, парахордалии, слуховые капсулы и затылочные дуги (обонятельные капсулы появляются позже); дальнейшее развитие в значительной степени состоит в росте и слиянии этих элементов. У ящерицы глазничный отдел развивается как сложная решетка, а не как пластинка. Расположение нервов показано римскими цифрами. 1 — трабекула; 2 — парахордалия; 3 — слуховая капсула; 4 — затылочная дуга; 5 — обонятельная капсула; 6 — овальное окно (для стремени); 7 — базиптеригоидный отросток. (По DeBeer.)

вует, и вместо него имеется прочное базальное сочленение между верхней челюстью и основанием мозговой коробки в глазничном отделе (рис. 132, Д; 167, 168).

У зародышей позвоночных (рис. 132) головной мозг и хорда, тянущаяся под ним вперед до области гипофиза, далеко заходят в развитии еще до появления зачатков черепа. Вначале у мозговой коробки формируется дно, а затем боковые части; из-за опережающего роста головного мозга мозговой коробке, так сказать, трудно охватить его, и ее крыша, как мы уже отмечали, часто остается неполной. Двумя основными эмбриональными компонентами мозговой коробки являются парахордалии и трабекулы (рис. 133). **Парахордалии** (*parachordalia*) — это пара хрящей, которые образуются под задней частью головного мозга по обе стороны от хорды; ростральнее у низших позвоночных находится сходная пара **трабекул** (*trabeculae*), однако у млекопитающих трабекулы представлены одиночной срединной структурой<sup>1</sup>. Вскоре все эти парные элементы сливаются с образованием почти сплошного дна мозговой коробки. Однако еще долго сохраняется срединное отверстие для гипофизарного кармана, который растет вверх из крыши ротовой полости для образования части гипофиза; имеют также отверстия для сонных артерий.

Бок о бок с задней частью головного мозга на ранней стадии эмбриогенеза развиваются мешочки и каналы внутреннего уха. Вокруг них образуется хрящевая

<sup>1</sup> Как будет отмечено ниже, трабекулы, быть может, исходно являлись частью жаберного скелета, но были «заимствованы» осевым скелетом для более полного охвата мозга.

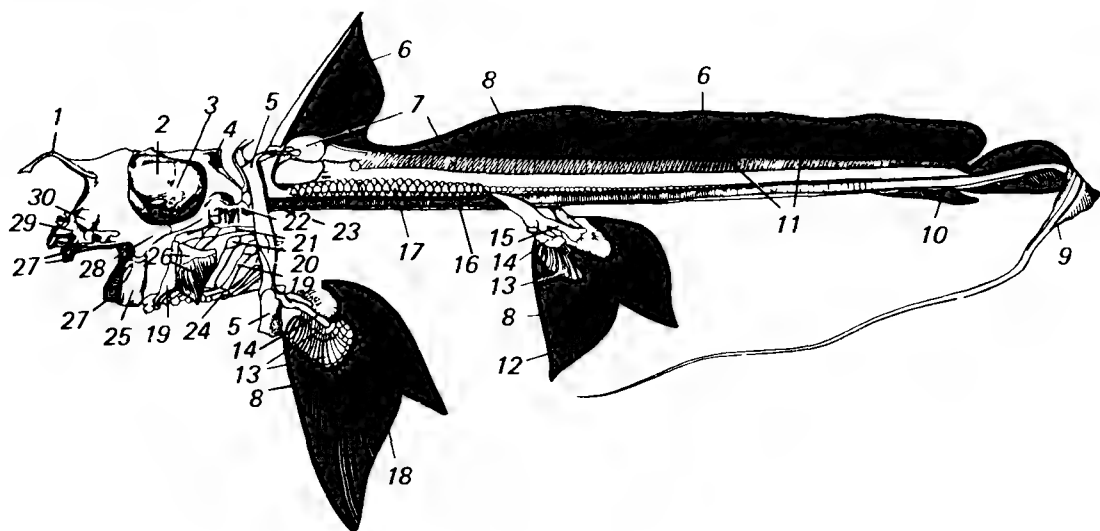


Схема, изображающая основные эмбриональные компоненты, образующие мозговую коробку. Трабекулы и парахордалии являются основными вентральными элементами, к которым сзади прибавляется затылочная дуга (или дуги). Обычно позже развиваются более дорсальные элементы: слуховая капсула, обонятельная капсула и глазничная пластинка (последняя часто развивается лишь в виде решетки, как на рис. 132). Эти первичные элементы позже соединяются вместе в результате дальнейшего роста хряща, в котором, однако, остаются отверстия для нервов (обозначены римскими цифрами) и кровеносных сосудов.

оболочка — слуховая капсула, которая почти полностью их покрывает. Лежащий роstralнее глаз, конечно, не замурован (хотя в стенке глазного яблока может находиться большой хрящ — в известном смысле глазная капсула), но вскоре медиальнее глаза тем или иным способом образуется пластинка или решетка из хряща, которая называется **глазничной пластинкой** (*planum orbitale*). Обонятельный отдел развивается относительно медленно, но со временем появляется обонятельная капсула сложного строения. Задняя граница черепа несколько варьирует у разных групп. Затылочный отдел, по-видимому, образован из одного или нескольких видоизмененных позвонков — позади слуховой капсулы появляется различное число **затылочных дуг** (*arcus occipitales*), до некоторой степени соответствующих позвонкам.

В ходе дальнейшего развития вентральные элементы мозговой коробки сливаются с боковыми частями и с затылочными дугами с образованием боковых стенок и дна мозговой коробки (см. рис. 163, E, 3). Большая часть отверстий для нервов и сосудов находится в промежутках между основными компонентами. Так, нервы V и VII выходят в отверстия спереди от слуховой капсулы; нервы IX, X и XI выходят между слуховой капсулой и затылочным отделом. Хотя крыша отстает в развитии, между двумя слуховыми капсулами над большим затылочным отверстием всегда имеется мостик.

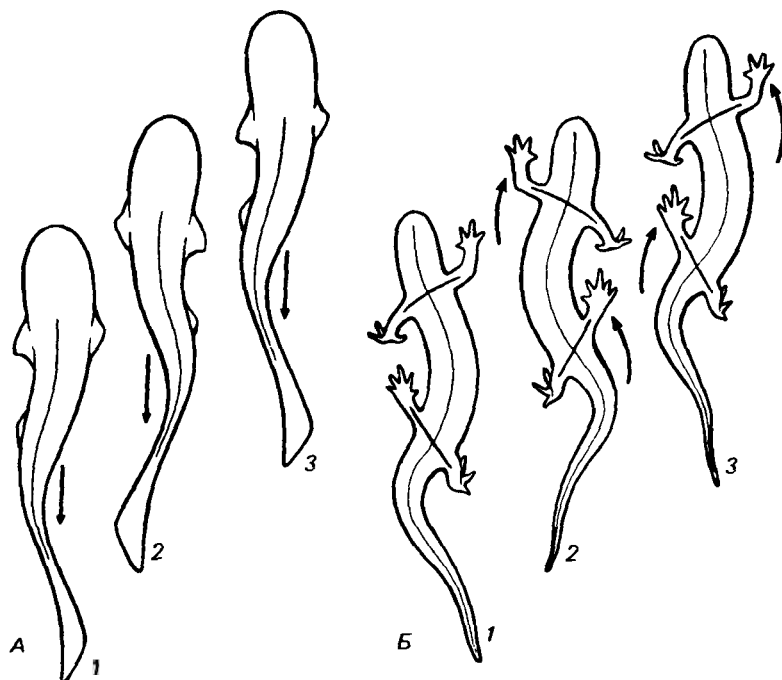
Приведенное выше описание дефинитивной мозговой коробки в основном базировалось на описании ее строения у акул. У других низших позвоночных с обособленной мозговой коробкой (круглоротых и химер) ее строение сильно видоизменено и не подлежит подробному рассмотрению. У круглоротых (рис. 121, 163, A) она практически состоит только из довольно простого «корытца», пары слуховых капсул и капсулы для непарного обонятельного мешка. Короткая и высокая мозговая коробка химер (рис. 134) имеет различные черты специализации, из которых наибольшего внимания заслуживает прирастание к ней короткой верхней челюсти. Эта особенность (повторяющаяся у двоякодышащих рыб и в ином виде у многообразных наземных позвоночных) здесь, очевидно, связана с тем, что у этих рыб, питающихся моллюсками, для раздавливания раковин челюсти должны иметь более крепкую опору.



1. Скелет самки химеры 1 — верхний срединный хрящ рыла; 2 — межглазничная перегородка; 3 — глазница; 4 — гребень на затылке; 5 — плечевой пояс; 6 — спинной плавник с шипом; 7 — опорные элементы спинных плавников; 8 — кожные плавниковые лучи; 9 — хвостовой плавник; 10 — анальный плавник; 11 — связка, соединяющая опорные элементы спинных плавников; 12 — брюшной плавник; 13 — радиальные элементы плавников; 14 — базальные элементы плавников; 15 — тазовый пояс; 16 — хорда с обызвествленными кольцами в оболочке; 17 — хрящи невралных дуг; 18 — грудной плавник; 19 — ceratohyale, ceratobranchiale, 20 — epibranchiale; 21 — pharyngobranchiale; 22 — затылочный мышцелок; 23 — пластинка, образованная из слившихся передних позвонков; 24 — hyobranchiale; 25 — нижняя челюсть (cartilago Meckel); 26 — хрящи жаберной крышки; 27 — зубные пластинки; 28 — palatoquadratum, сросшийся с черепом; 29 — губные хрящи; 30 — обонятельная капсула; 31 — hyomandibulare. (Из Dean.)

Мозговая коробка более высокоразвитых рыб и тетрапод, описанная ниже в качестве части черепа, обычно хорошо окостеневает во взрослом состоянии, но всегда развивается в виде хряща, наподобие таковой у акул. У *Elasmobranchiomorphi* и современных амфибий дно мозговой коробки широкое и плоское; однако у большинства других позвоночных мозговая коробка относительно выше и снизу, в своей передней части — уже.

**НЕПАРНЫЕ ПЛАВНИКИ.** Прimitивные позвоночные были водными. Известно, что наименьшее сопротивление воды при движении испытывают веретеновидные объекты. Поверхность таких объектов имеет максимально плавные, обтекаемые очертания и наибольшее поперечное сечение находится недалеко от заостренного переднего конца. Форма тела большинства рыб приближается к обтекаемой, хотя и имеются заметные отклонения: задняя часть тела, как правило, уплощена с боков. Это уплощение связано с природой пропульсивной силы; движение вперед происходит благодаря активным боковым изгибам тела, при которых туловище и хвост отталкивают окружающую воду назад (рис. 135, А). Напряжение миомеров на одной стороне тела вызывает боковой изгиб в данной области; волна, в которой чередуются такие изгибы в противоположные стороны, пробегает назад вдоль хвоста, а также часто и туловища, и, находя сзади опору, толкает тело вперед. «Хлопок» этого кнутаобразного движения сосредоточивается на заднем конце тела, и расширенный хвостовой плавник делает толчок этой частью наиболее эффективным.



**Рис 135.** А Вид плывущей рыбы сверху, показывающий сущность продвижения вперед посредством отталкивания телом воды назад в результате пробегания следующих друг за другом волн вдоль туловища и хвоста Изгиб, дающий толчок (показанный стрелкой) в положении 1, в положении 2 уже прошел назад по хвосту и замещен следующей волной изгибов, толчок этой волны перемещает рыбу вперед в положение 3 и так далее Б Вид идущей хвостатой амфибии сверху Несмотря на то что у этого животного имеются конечности, значительная часть поступательного перемещения по-прежнему выполняется за счет следующих друг за другом волнообразных изгибов тела В положении 1 правая передняя и левая задняя конечности покоятся на земле, а противоположные конечности отрываются от нее, при изгибе туловища свободные лапы переносятся вперед в положение 2 (показано стрелками) После того как эти лапы поставлены, а две другие — подняты, следует противоположный изгиб туловища, и поднятые теперь лапы делают еще шаг вперед, в положение 3

Эти пропульсивные движения были бы довольно плохо управляемы (как движения головастика) в отсутствие плавников, играющих роль стабилизаторов и рулей Ротационные, вращательные, движения частично сдерживаются непарными срединными плавниками, развивающимися в дополнение к хвостовому спинными плавниками — обычно одним или двумя — наверху и анальным плавником внизу, позади ануса или отверстия клоаки Не исключено, что все непарные плавники исходно образовывали непрерывную складку, тянувшуюся назад вдоль спины, вокруг хвоста и вперед до анальной области У личинок некоторых рыб действительно наблюдается непрерывный непарный плавник, и часто спинные и анальный плавники имеют более широкие основания у малька, чем у взрослого животного. Эти факты, казалось бы, подтверждают высказанную гипотезу, однако известные древнейшие позвоночные, за немногими исключениями, имеют столь же обособленные непарные плавники, как и современные рыбы

Скелет непарных плавников формируется в срединной дорсальной перегородке над верхними остистыми отростками, а в хвосте также и в вентральной перегородке под гемальными дугами. В хвосте верхние и нижние остистые отростки

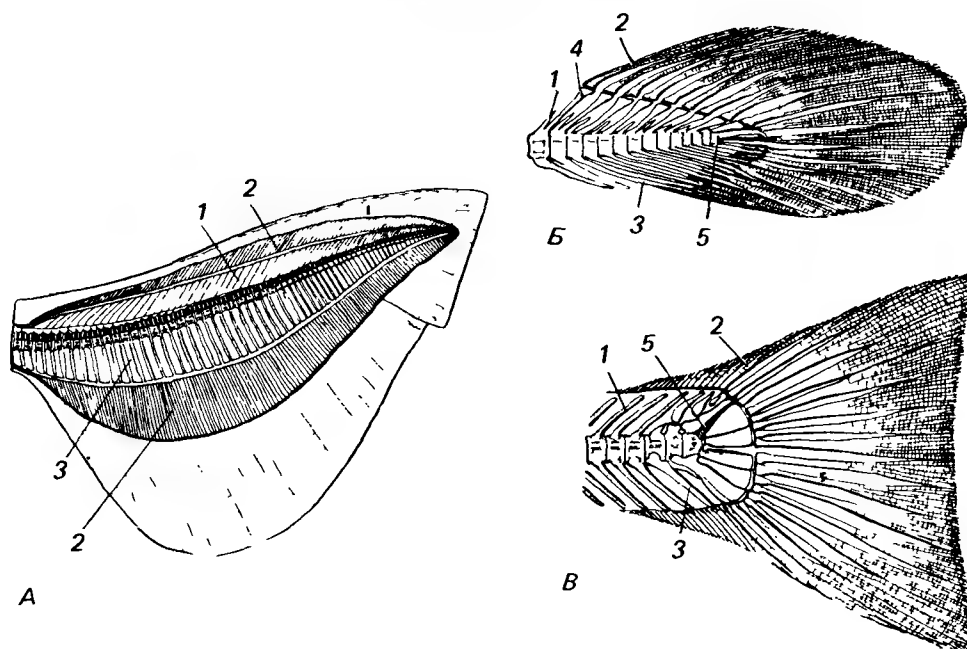


Рис. 136. Хвостовые плавники А. Гетероцеркальный тип, характерный для акул (сходное строение наблюдается у осетров и веслоноса). Б. Дифицеркальный тип, характерный для многопера (*Polypterus*). В. Гомоцеркальный тип костистых рыб 1 — невральные дуги; 2 — кожные лучи плавника; 3 — гемальные дуги; 4 — радиальные элементы плавника; 5 — уростиль. На В увеличенные элементы позади 3 — это гипуральные кости. (Из Dean.)

могут сами непосредственно участвовать в поддержании хвостового плавника (рис. 136, А). Однако этого никогда не наблюдается в других непарных плавниках — спинных и анальном (см. рис. 122, 123, 134). Здесь опорными элементами обычно являются радиальные лучи из хряща или кости — птериigioфоры (*radialia* s. *pterygiophora radiales*); иногда такие лучи располагаются в два ряда. Птериigioфоры могут причленяться к невральным или гемальным элементам позвоночного столба, но часто бывают отделены от них промежутком. Вероятно, исходно радиальные элементы соответствовали по числу сегментам тела, но у костистых рыб часто имеется удвоенное их число. Первично радиальные элементы, по-видимому, далеко заходили в плавник, как это наблюдается сейчас у акул, однако у большинства лучеперых они едва ли вообще заходят в свободный плавник, который поддерживается главным образом кожными лучами (лепидотрихиями), сочленяющимися с концами костных радиальных элементов (см. т. 1, с. 201). У основания плавника может происходить концентрация элементов, как это имеет место у многих акул. При такой концентрации могут появляться более крупные структуры, называемые базальными элементами (*basalia*) (рис. 122). По-видимому, они представляют собой слившиеся радиальные элементы.

У многих акул и химер непарные плавники несут спереди шипы, которые работают как водорезы; шипы имелись на всех плавниках (кроме хвостового) и у ископаемых акантодий (рис. 27). У некоторых щитковых плавники отсутствуют, а стабилизаторами служат ряды шипов. Возможно, шипы были исходными образованиями, на базе которых развились спинные и анальный плавники: позади тор-



чащего шипа могла образовываться перепонка из кожи, которая позже укреплялась эндоскелетными элементами и кожными лучами.

**Спинных плавников** бывает обычно один или два. У щитковых, панцирных и хрящевых рыб в различных случаях бывает как один, так и два плавника; среди костных рыб лучеперые первично имели единственный спинной плавник (рис. 32, А), а ранние мясистолапастные — два (рис. 29). Спинные плавники могут редуцироваться или сливаться с хвостовым, как у современных двоякодышащих рыб; вместе с тем может наблюдаться вторичное увеличение их числа, как у многопера *Polypterus* (рис. 32, Б). Вентрально позади анального или клоакального отверстия почти всегда располагается **анальный плавник**, но он может утрачиваться у таких донных форм, как скаты; у двоякодышащих он сливается с хвостовым плавником.

**ХВОСТОВЫЕ ПЛАВНИКИ.** В хвостовом плавнике (рис. 136) основными скелетными опорными элементами являются невральные и гемальные дуги дистальных позвонков. Иногда имеются дополнительные радиальные элементы, но они редко бывают хорошо развиты; собственно плавник состоит из плотной кожной перепонки, поддерживаемой мощными плавниковыми лучами.

Хвостовые плавники рыб можно разделить на три главных типа: гетероцеркальный, дифицеркальный и гомоцеркальный. **Гетероцеркальный** тип плавника характерен для акул (рис. 24, В; 122); дистальный конец позвоночного столба поворачивает вверх, и большая часть плавниковой перепонки развивается ниже этой оси. **Дифицеркальный** плавник характеризуется тем, что позвоночный столб тянется по прямой назад до конца тела и плавник симметрично развит над и под позвоночником; ныне живущие двоякодышащие и многопер (*Polypterus*) являются примерами рыб с таким плавником (рис. 30, Б; 32, Б). **Гомоцеркальный** плавник характерен для костистых рыб (рис. 36 и 123). Снаружи он симметричен, но при вскрытии видно, что конец позвоночника, тянущегося до основания перепонки плавника, сильно отклоняется вверх; лопасть плавника, несмотря на свою внешнюю симметрию, является чисто вентральным образованием и поддерживается увеличенными нижними остистыми отростками, называемыми **гипуралиями** (hypuralia).

Кажется логичным предположить, что симметричный дифицеркальный хвостовой плавник является примитивным типом, из которого произошли другие. Но это не так. Предок позвоночных, подобный ланцетнику, возможно, и имел простой прямой суживающийся к концу плавник, но почти у всех известных древних щитковых и рыб хвост сильно асимметричен. В большинстве случаев палеонтологические данные свидетельствуют о том, что дифицеркальные плавники возникли из гетероцеркальных, как и гомоцеркальный тип. Некоторые из древнейших позвоночных — щитковых — имеют хвосты «перевернутого гетероцеркального», гипоцеркального типа (рис. 18, Б, В), в которых позвоночник отклоняется вниз, а не вверх. Современные круглоротые во взрослом состоянии имеют дифицеркальный хвост, но у личинки миноги хвост приближается к гипоцеркальному типу. У челюстноротых позвоночных девонского периода, у которых известно строение хвоста, доминирует гетероцеркальный тип (рис. 22; 24, А, В; 29; 30, А; 32, А). Хвост всех хорошо изученных панцирных рыб имел такое же строение; гетероцеркальный тип обнаружен у древнейших хрящевых рыб, а также у всех групп древнейших костных рыб; он, несомненно, является исходным типом строения во всех группах рыб.

У поздних хрящевых рыб гетероцеркальный хвост продолжает доминировать и наблюдается в типичном виде у современных акул. Однако у скатов с их распластанным телом и химер (рис. 25, Б; 134) наблюдается тенденция к редукции хвоста до бичевидного состояния, хотя он и устроен в сущности как уменьшенный гетероцеркальный; плавание у скатов совершается главным образом при помощи волнообразных движений огромных грудных плавников, и хвостовой плавник является излишним.

Среди лучеперых типичные палеозойские формы — палеониски (рис. 32, А) — имели хорошо развитый гетероцеркальный хвост. Осетры и веслоносы сохранили его (рис. 33), но у многопера (*Polypterus*), примитивного в других отношениях, хвост видоизменился в дифицеркальный (рис. 32, Б). В мезозое костные ганоиды — центральная группа лучеперых рыб — имели в принципе гетероцеркальный хвостовой плавник, но дистальный конец позвоночника, входивший в него, был значительно укорочен. Это строение сохраняется у панцирников и ильной рыбы (*Amia*) — современных представителей костных ганоидов (рис. 34). Их хвост внешне симметричен и кажется весьма похожим на хвост костистых рыб, но только у этой последней группы наступило дальнейшее укорочение позвоночника и развились крупные гипуральные кости, что привело к формированию настоящего гомоцеркального плавника, внешне простого и кажущегося примитивным (рис. 36, 123).

Среди мясистолапастных самые ранние двоякодышащие имели типичный гетероцеркальный хвост (рис. 30, А). Однако вскоре, судя по палеонтологической летописи, его кончик начал выпрямляться, а спинные и анальный плавники — удлиняться в направлении хвостового. У современных родов (рис. 30, Б) хвостовой плавник дифицеркальный; он заходит далеко вперед и сверху, и снизу благодаря включению в него спинных и анального плавников. Наиболее примитивные из девонских кистеперых также имели гетероцеркальный хвост (рис. 29, А). Однако эта группа быстро пошла по пути выпрямления кончика позвоночного столба, и у большинства кистеперых наблюдается характерный трехлопастной тип дифицеркального хвостового плавника (рис. 29, Б).

Образование симметричных хвостов как гомоцеркального, так и дифицеркального типа происходил в основном среди костных рыб, имеющих либо легкие, либо плавательный пузырь. Гетероцеркальный хвост может обеспечивать наклонную силу тяги (вперед и вверх) и, таким образом, противодействовать силе тяжести; это не столь важно для рыб, которые имеют воздушные емкости, способные работать как гидростатические органы. Но и у форм с гетероцеркальным хвостом может достигаться направленность силы тяги прямо вперед посредством соответствующего поворота хвостового плавника.

У тетрапод (за исключением самых ранних известных амфибий) изначально присущие рыбам непарные плавники были полностью утрачены; головастик и тритон хорошо плавают при помощи расширенного дорсовентрально хвоста, но совершенно не имеют внутренних образований, характерных для непарных плавников рыб. Многие амниоты вернулись к водному образу жизни. Некоторые из них, например черепахи, вымершие плезиозавры, пингвины и гюлени, больше уже не воспользовались хвостом в качестве пропульсивного органа и передвигаются в воде с помощью конечностей. У вымерших ихтиозавров (среди рептилий), китообразных и морских коров (среди млекопитающих) вновь появились хвостовые плавники, но они не соответствуют давно утраченным плав-

никам их предков рыб. Хвостовые плавники китообразных и сиреновых ориентированы горизонтально, а не вертикально и имеют волокнистую, а не настоящую скелетную основу. Ихтиозавры наиболее близко подошли к образованию заново хвостового плавника рыбьего типа, поддерживаемого осевым скелетом; позвоночник у ихтиозавров входит в плавник акульского типа, но в его нижнюю, а не в верхнюю лопасть (рис. 45, Г). Ихтиозавры и китообразные заново приобрели также и спинные плавники, но лишенные скелетной основы.

**ГЕТЕРОТОПНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ.** Помимо обыкновенных хрящей и костей, которые объединены в общую скелетную конструкцию позвоночных, здесь можно упомянуть о разнообразных костях и хрящах, которые не являются частью собственно скелета, а появляются как вспомогательные элементы в той или иной группе позвоночных. Обычно эти элементы замещают волокнистую соединительную ткань, присутствующую в данном месте у других форм; кость может формироваться прямо из такой ткани или проходить промежуточную хрящевую стадию. Маленькие кости и хрящи часто образуются, особенно у млекопитающих, в сухожилиях — в точках, где возможно трение, например там, где сухожилие перекидывается через костный гребень или сустав. Такие структуры (часто встречающиеся в кисти и стопе) называются **сесамовидными** (или **сезамоидами**) (рис. 137, А); коленная чашка (надколенник) млекопитающих (*patella*) является «переросшим» сезамоидом. Кости, которые разбросаны в других местах у разных групп позвоночных и представляются позднейшими приобретениями, называются **гетеротопными костями**.

**Бакулюм** (*baculum*, *os priapi*, *os penis*; рис. 137, Б) — это гетеротопная кость, в половом члене, обнаруживаемая у всех насекомоядных, летучих мышей, грызунов, хищных и у большинства приматов, кроме человека; ее широкое распространение подсказывает, что она образовалась рано в эволюции млекопитающих. Она формируется в волокнистой перегородке между пещеристыми телами над мочеиспускательным каналом (см. т. 2, с. 141). Из всех костей она наибо-

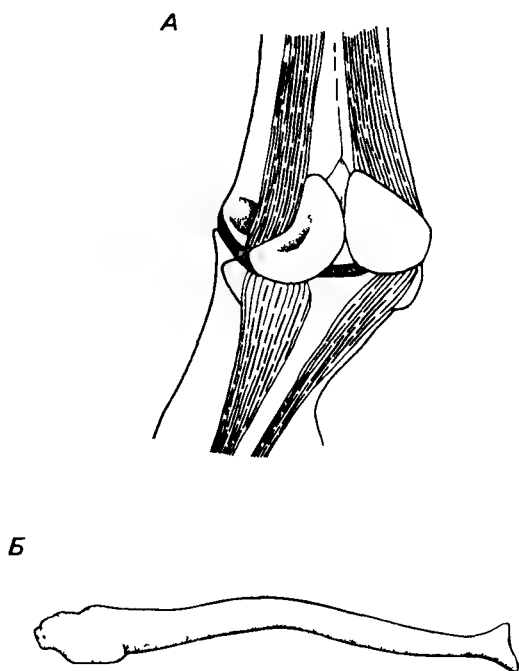


Рис. 137. Гетеротопные кости А. Две сесамовидные кости на задней стороне сустава между пястным элементом (наверху) и проксимальной фалангой (внизу) у лошади; штрихами показаны сухожилия, идущие к сесамовидным костям и от них. Б. Бакулюм выдры; проксимальный конец обращен влево.

лее разнообразна по форме; она может иметь вид пластинки или стержня различной формы — прямой, кривой или дважды изогнутой; круглой, треугольной, квадратной или плоской в сечении; простой, заостренной, ложковидной, или продырявленной; длинной или короткой. Похожая, но меньшая по размеру *os clitoridis* обнаруживается у самок многих из названных групп.

Другие гетеротопные элементы имеют более ограниченное распространение. Мы можем упомянуть в качестве примеров *кость века* (*os palpebrae*) у крокодилов (и некоторых динозавров) — пластинку, заключенную в веко; *сердечную кость* (*os cordis*), сформированную в сердце оленей и полорогих; *ростральные кости* (*rostralia*), обнаруживаемые на конце морды некоторых млекопитающих (и некоторых динозавров); *серповидную кость* (*falciforme*) кротов, которая расширяет роющую лапу, функционируя в качестве скелета добавочного пальца.

### СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ

Скелет конечностей, состоящий из поясов и свободных частей, определенно принадлежит к соматической системе эндоскелетных образований; однако он имеет особую историю. Обычно у челюстноротых присутствует две пары придатков — парные плавники у рыб и конечности у тетрапод. Передние, **грудные плавники у рыб** расположены сразу позади жабер, а **конечности тетрапод** — в сходном положении у границы шеи и груди. Задние, **тазовые (брюшные)**, плавники рыб и конечности тетрапод обычно расположены у заднего конца туловища, непосредственно спереди от анального отверстия или клоаки.

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРНЫХ ПЛАВНИКОВ** Происхождение парных плавников вызывало много споров. Примерно сто лет назад знаменитый в те времена анатом высказал остроумную мысль, что эти плавники являются видоизмененными жабрами. Пояса конечностей сравнивались с жаберными дугами; плавник считался производным складки кожи, которая у акул ограничивает снаружи жаберную щель; предполагалось, что его скелет образовался в результате концентрации и удлинения маленьких хрящей, которые укрепляют жаберную перегородку акул. Обширные эмбриологические и морфологические данные свидетельствуют о том, что это предположение лишено всяких оснований, но след этой теории сохранился в названии «архиптеригий» (т. 1, с. 243), обозначающем листообразный тип плавника (рис. 144, 3; 145, Г), который под влиянием этой теории считался первичным (но, очевидно, не является таковым).

В противовес этой теории о происхождении парных плавников возникла конкурирующая теория боковой складки. Ее сторонники указывают на то, что парные плавники в своих основных чертах строения похожи на непарные. В обоих случаях имеются отходящая наружу от тела складка кожи, расположенный в центре набор опорных скелетных образований и с обеих сторон от скелета пласты мускулатуры, которая управляет плавником. Если, как предполагается, непарные плавники возникли в эволюции просто в качестве килей, отходящих от дорсальной и вентральной сторон тела, почему бы и парные плавники не могли аналогичным образом развиться на боках туловища? <sup>1</sup>

<sup>1</sup> В крайнем варианте этой теории считалось, что парные плавники развились из пары длинных складок, тянувшихся вдоль всей длины туловища и соединявшихся с непарной срединной складкой, тянувшейся вдоль спины и вокруг хвоста. Эта гипотеза слабо обоснована.

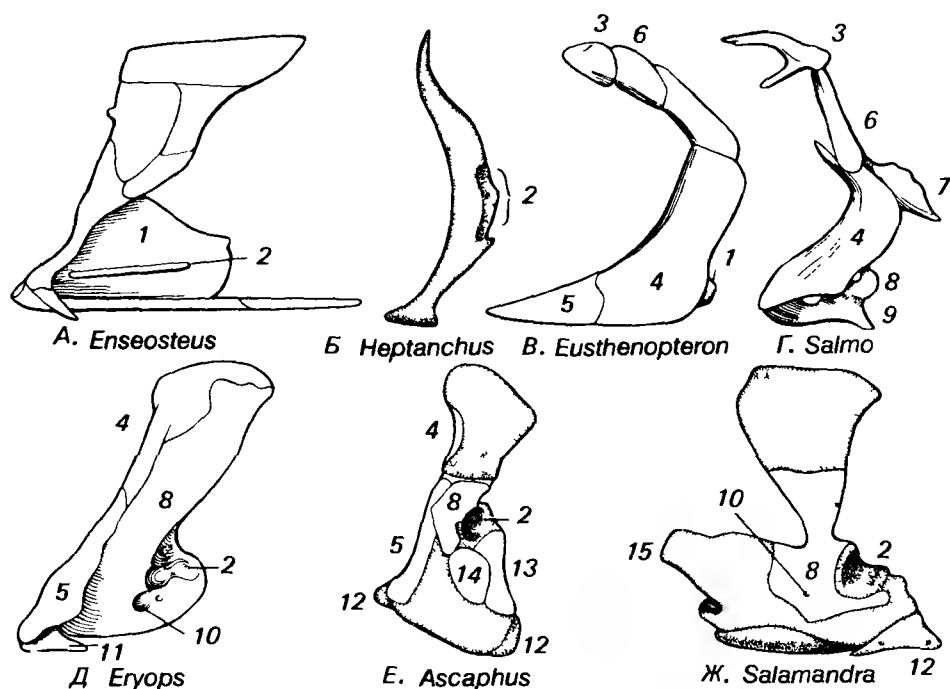
В связи с этим вопросом можно обсудить функцию парных конечностей. Будучи тетраподами, мы склонны думать о парных конечностях, как об активных пропульсивных органах. Однако у большинства рыб функция парных плавников иная. У многих современных рыб они имеют относительно узкие основания и амплитуда их движений достаточно широка. Поэтому они могут работать как рули, но обычно мало используется для пропульсии. У плавников, которые по строению кажутся сравнительно древними, обычно, напротив, имеется широкое основание, которое делает плавник относительно скованным. Парные плавники первично, по-видимому, были не более чем горизонтальными стабилизирующими киями, которые помогали непарным плавникам в предотвращении вращения тела вокруг продольной оси, и, кроме того, предотвращали килевую качку. И строение, и функция парных плавников наводят на мысль, что они, как и непарные, развились у ранних позвоночных как средства стабилизации при передвижении в воде.

Все современные рыбы приобрели типичные парные плавники; у круглоротых, напротив, они полностью отсутствуют. Если мы обратимся к древнейшим и наиболее примитивным рыбообразным позвоночным с надеждой найти ясное и простое разрешение проблемы происхождения парных плавников, то здесь нас ждет разочарование. Среди древних щитковых одна группа (разнощитковые, *Heterostraci*) не имеет и следа парных придатков. Из бесщитковых (*Anaspida*) по крайней мере некоторые формы имеют стабилизирующие боковые складки (см. рис. 18, B), а у некоторых из костнощитковых (*Osteostraci*) имеются ластоподобные образования в «плечевой» области; две последние группы могут иметь отношение к предкам миног, но связь их парных придатков с плавниками челюстноротых форм не ясна. Ископаемые панцирные рыбы приобрели грудные и брюшные (газовые) парные плавники (см. рис. 22), но у наиболее примитивных представителей этой группы грудные плавники, по-видимому, состояли только из длинного костного шипа, поэтому возможно, что развитие плавников у панцирных рыб происходило независимо от развития плавников у костных рыб. Акантодии — загадочные маленькие «шиповатые акулы» (рис. 27; 144, A) — имеют парные плавники, поддерживаемые мощными шипами. К грудным и тазовым плавникам у них даже могут добавляться дополнительные пары; у одной формы их количество достигает семи.

**ПЛЕЧЕВОЙ ПОЯС — ПОКРОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ** (рис. 138, 139). Конечность позвоночных всегда включает не только скелетные элементы, лежащие внутри свободной части, но также и опорные структуры у ее основания внутри тканей туловища — пояс конечностей. Этот пояс работает как надежное основание для движений плавника, а у наземных позвоночных он является посредником, через который вес тела передается на конечность.

Плечевой пояс у всех основных групп рыб, кроме хрящевых, представляет собой двойное образование, включающее и покровные, и эндоскелетные элементы. Опору для плавника образуют последние; однако покровные кости сообщают дополнительную прочность и помогают укрепить эндоскелетный пояс в теле.

У ранних рыб задняя часть тела была покрыта допускающей изгибы чешуей, а передняя — сплошным панцирем из костных пластин. У различных панцирных рыб, в частности у артродир, этот панцирь простирался назад и покрывал часть туловища (рис. 22; 138, A). Боковые стенки этого грудного панциря позади жаберных отверстий могут считаться покровным плечевым поясом, хотя и сильно от-



Плечевой пояс рыб и амфибий А Девонская панцирная рыба Б Акула В Девонская кистеперая рыба Г Костистая рыба (форель) Д Палеозойская примитивная амфибия Е Бесхвостая амфибия Ж Саламандра Хрящ показан точками. Во всех случаях, кроме Б и Ж, имеется покровный пояс, у рыб (А, В, Г) он является главной частью пояса, в него не входят только элементы, названные лопаткой и коракоидом, у панцирной рыбы (А) покровный пояс является боковой частью обширного грудного панциря. У амфибий покровный пояс редуцирован или отсутствует. Если не считать акул, у рыб эндоскелетный пояс относительно мал и частично скрыт под покровные элементы. У амфибий эндоскелетный пояс расширен, но обычно окостеневает из одного центра, сопоставимого с лопаткой амниот, однако бесхвостые амфибии имеют коракоидный элемент. У современных амфибий значительная часть эндоскелетного пояса хрящевая. 1 — единое лопаточно-коракоидное окостенение рыб, 2 — сочленовная ямка или место прикрепления эндоскелета плавника, 3 — posttemporale, 4 — cleithrum, 5 — clavícula, 6 — supracleithrum, 7 — postcleithrum, 8 — scapula, 9 — coracoideum костистых рыб (гомология с коракоидом тетрапод сомнительна), 10 — foramen coracoideum для нерва и кровеносных сосудов, 11 — interclavícula, 12 — sternum, 13 — procoracoideum, 14 — отверстие в коракоидной пластинке бесхвостых амфибий, 15 — прокоракоидный отросток коракоидной пластинки. Передний конец обращен влево (А — по Stensio, В — по Jarvik, Г и Ж — по Parker).

личающимся от плечевого пояса вышестоящих рыб; эндоскелетный пояс располагался внутри и позади от покровного. Хрящевые рыбы не имеют покровных элементов в соответствии с общей редукцией костного скелета у этой группы.

У примитивных костных рыб (рис. 138, В) план строения покровного плечевого пояса схож с тем, который характерен для всех вышестоящих групп позвоночных. С каждой стороны тела вдоль заднего края наружного жаберного отверстия сверху вниз тянется ряд поверхностно расположенных покровных костей; эндоскелетный пояс, у рыб обычно имеющие скромные размеры, прикреплен к его внутренне-задней поверхности. Основным элементом в покровном поясе рыб является вертикально вытянутый парный клейтрум (cleithrum); ниже находится меньшая по размерам ключица (clavícula), загибающаяся медиально

и вперед под жаберную область и расширяющаяся в вентральной части, которой она соединяется посредством симфиза с ключицей другой стороны. Над каждым клейтрумом находятся дополнительные элементы, которые загибаются вверх и вперед над жабрами и прикрепляются к черепу. Этот общий план строения обнаруживается у всех известных кистеперых и двоякодышащих и всех хрящевых ганоидов — современных и вымерших. Однако у костных ганоидов и костистых рыб (рис. 138, Г) ключица утрачена.

У ранних ископаемых амфибий (рис. 138, Д) покровный пояс сохранился, но с заметными изменениями. Дорсальная связь с черепом утрачена, что позволяет голове двигаться более свободно относительно туловища. Клейтрум и ключица на части своей длины представляют собой довольно тонкие стерженьки, лежащие вдоль переднего края сильно увеличенного эндоскелетного пояса. Верхний конец клейтрума может расширяться и накрывать лопатку. В своей вентральной части ключицы обычно образуют треугольные расширения; между ними имеется ромбовидная срединная непарная межключица (*interclavicula*) — новый элемент, хотя у некоторых кистеперых его появление предвещает находящаяся в этом же месте увеличенная чешуйка.

Среди современных амфибий (рис. 138, Е, Ж) покровный пояс полностью исчез у хвостатых. У бесхвостых он сильно видоизменен. Межключица отсутствует, но в лопаточном отделе может находиться рудимент клейтрума. Ключица образует дужку, соединяющую лопатку и грудину. У некоторых бесхвостых амфибий ключица — совершенно не по правилам — развивается в связи с дужкой из хряща; этот хрящ может быть продуктом вторжения лежащего глубже эндоскелетного пояса.

У примитивных ископаемых рептилий (рис. 139, А) покровный пояс был подобен поясу ранних амфибий, однако клейтрум исчез у рептилий на ранних этапах эволюции и отсутствует у всех современных амниот. Ключицы и межключица в настоящее время мало изменены у гаттерии и ящериц (рис. 139, Б, В), но в других группах они подверглись изменениям, а порой и утратились. У черепах (рис. 114) они включены в пластрон; у крокодилов ключицы исчезли, но вентрально сохранилась межключица (рис. 139, Г). У птиц ключицы и межключица имеются (рис. 139, Е), но они срослись в виде вилочки (*furcula*).

Как свидетельствуют анатомические данные по современным однопроходным, некоторые примитивные млекопитающие сохранили общий для рептилий план строения покровного пояса с межключицей и парной ключицей (рис. 139, И), но выше уровня однопроходных межключица исчезла (рис. 139, К). У многих генерализованных сумчатых и плацентарных ключицы сохраняются и соединяются медиально с грудиной. Однако часто они бывают утрачены или редуцированы (как у кошки), особенно у бегающих и прыгающих форм, у которых полная свобода лопатки от осевого скелета нужна для ослабления толчков, передаваемых с передних конечностей на тело, и для увеличения функциональной длины конечности за счет поворотов лопатки.

**ЭНДОСКЕЛЕТНЫЙ ПЛЕЧЕВОЙ ПОЯС** (рис. 138, 139). Эндоскелетный пояс всегда сочленяется со скелетом свободной конечности и используется как основное место для крепления ее мышц. Он хрящевой у хрящевых рыб и частично или полностью хрящевой у некоторых «слабо окостеневших» костных рыб; в других случаях он является костным образованием, хотя хрящ и может сохраняться на его периферии у многих рыб, амфибий, рептилий и даже млекопитающих.

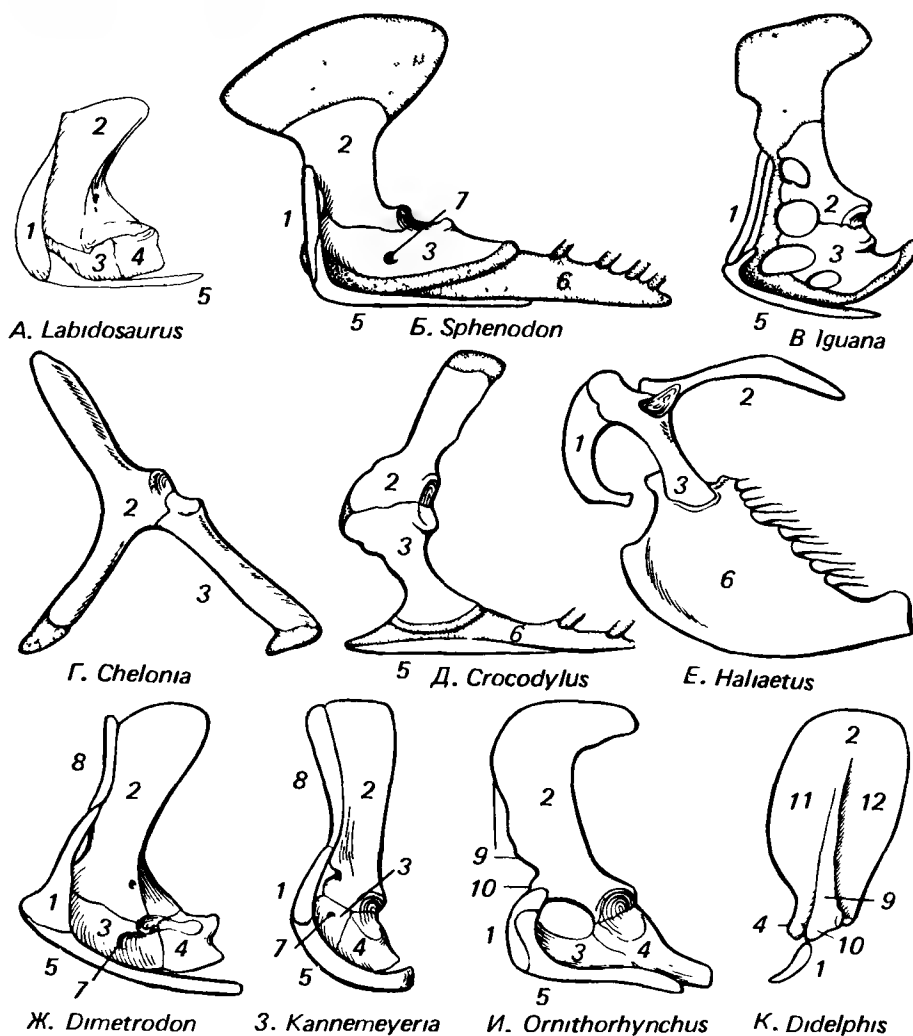


Рис. 139. Плечевой пояс рептилий, птиц и млекопитающих. А «Родоначалник» рептилий (котилозавр). Б. Гаттерия. В. Ящерица. Г. Черепаха. Д Крокодил. Е. Птица. Ж. Пеликозавр (примитивная зверообразная рептилия). З Терапсида. И Однопроходное (утконос). К. Опоссум. На Б, Д и Е показана грудина У большинства рептилий и птиц имеется только один (передний) коракоидный элемент; у зверообразных форм появляется настоящий коракоид, который в дальнейшем сохраняется, несмотря на сокращение площади коракоидной пластинки. Края лопатки и «коракоида» у рептилий часто хрящевые. У ящериц лопатка и «коракоид» часто имеют окна в местах начала мышц. Клейтрум исчез у всех современных амниот, но долго сохранялся у зверообразных форм (Ж, З); его прежнее местоположение представлено у млекопитающих остью лопатки, которая находится на переднем крае лопатки у однопроходных, но позади новой предостной ямки у высших млекопитающих. 1 — clavícula; 2 — scapula, 3 — procoracoideum рептилий, птиц, однопроходных; 4 — настоящий coracoideum; 5 — interclavicula; 6 — sternum; 7 — foramen coracoideum; 8 — cleithrum; 9 — spina scapulae, 10 — acromion; 11 — fossa supraspinata 12 — fossa infraspinata, (А — по Romer, В, И — частично по Parker; З — по Pearson )

С обеих сторон на эндоскелетном поясе в центре расположено сочленение со свободной конечностью. У тетрапод, имеющих всего один проксимальный элемент конечности, оно представлено **сочленовой ямкой**, называемой *fossa glenoidalis*; однако у большинства рыб с поясом сочленяется несколько скелетных эле-



ментов. Отдел пояса, лежащий выше причленения конечности и предоставляющий место для крепления мышц конечности, называют **лопаточной лопастью**; аналогичный отдел, находящийся снизу, — это **коракоидная пластинка**. Эти названия происходят от названий костных элементов, находящихся в этих отделах у тетрапод, но мы будем использовать здесь эти термины только для обозначения отделов пояса, независимо от характера их окостенения.

У хрящевых рыб покровный пояс не развит и, по-видимому, в качестве компенсации хрящи эндоскелета (рис. 138, Б) увеличены, так что левый и правый сливаются вентрально, формируя U-образный элемент. У костных рыб эндоскелетный пояс относительно мал; он обычно окостеневает, и у костистых рыб имеется до трех маленьких костных элементов.

У тетрапод, у которых покровный пояс, как правило, претерпевает редукцию, эндоскелетный пояс в отличие от эндоскелетного пояса костных рыб, сильно расширен. Это расширение явно связано с большими размерами наземной конечности по сравнению с размерами плавника рыб и с увеличением массы мускулатуры конечности, начинающейся на поясе. Выше сочленовной ямки у примитивных тетрапод (рис. 138, Д) находится вытянутая и расширенная лопаточная лопасть, ниже находится расширенная коракоидная пластинка с характерным **коракоидным отверстием** (*foramen coracoideum*) для нерва и кровеносных сосудов. У примитивных амфибий весь эндоскелетный пояс может быть костным, но каждая его половина окостеневает как один элемент, который соответствует лопаточному окостенению амниот. Современные хвостатые амфибии (рис. 138, Ж) тоже имеют единственное окостенение, но значительная часть их пояса остается не окостеневшей, а коракоидная пластинка имеет вытянутый хрящевой передний отросток. У хвостатых амфибий и примитивных бесхвостых нижние края двух коракоидных пластинок могут вентрально перекрываться. У некоторых бесхвостых развивается **сростногрудинное состояние** (рис. 130, Б), при котором края двух коракоидных пластинок срастаются вентрально, повышая прочность пояса, что весьма важно при резком приземлении. У бесхвостых амфибий (рис. 138, Е) и у большинства рептилий имеются два окостенения с каждой стороны. Одно — **лопатка** (*scapula*) — помещается в основании лопаточной лопасти. Другое, вентральное, окостенение иногда называют **коракоидом** (*coracoideum*), но так как оно не гомологично одноименной структуре млекопитающих, его лучше называть **прокоракоидом** (*procoracoideum*) или **передним коракоидом**.

У многих рептилий (рис. 139, А—В) пояс имеет большое сходство с поясом примитивных тетрапод. Однако у черепах (рис. 139, Г) наблюдается трехлучевой пояс с двумя вентральными ветвями. Они не являются обе коракоидными костями; на самом деле передний вентральный «луч» представляет собой спускающийся вниз вырост лопатки, которая тем самым сохраняет свою связь с ключицей (здесь — пластиной, расположенной спереди в пластроне). У крокодилов (рис. 139, Д) и динозавров и лопатка, и (про)коракоид, как правило, являются вытянутыми элементами, которые встречаются под углом в сочленовной ямке. Эта конструкция в общем сохранилась у птиц (рис. 139, Е); через (про)коракоиды крылья опираются на грудину.

Самые ранние зверообразные рептилии — пеликозавры (рис. 139, Ж) — имеют третье окостенение, отсутствующее у большинства других рептилий (хотя оно все же встречается у некоторых котилозавров, в том числе у показанного на рис. 139, А). Большая часть коракоидной пластинки по-прежнему окостеневала в ка-

честве переднего коракоида, но позади него появился новый элемент, эквивалентный настоящему коракоиду (coracoideum) млекопитающих. Эта кость была мала у пеликозавров, у терапсид (рис 139, З) она разрослась вперед за счет переднего коракоида и заняла большую часть вентральной пластинки. Тем временем образование выемки на переднем крае коракоидной пластинки привело к появлению выраженного акромиального отростка (acromion) на лопатке в точке прикрепления ключицы.

У наиболее примитивных современных млекопитающих — однопроходных — эндоскелетный пояс (рис 139, И) весьма похож на эндоскелетный пояс терапсид. Однако у сумчатых и плацентарных по сравнению с однопроходными произошло крупное изменение (рис 139, К). Вся коракоидная пластинка исчезла: передний коракоид пропал, а коракоид уменьшился до маленького отростка нижней оконечности лопатки, напоминающего вороний клюв (что отражено в его названии). Таким образом, пояс практически редуцировался до расположенной дорсально лопаточной лопасти с сочленовной ямкой на ее вентральной оконечности. Лопатка тоже радикально изменилась, ибо она перестала быть простой пластинкой и приобрела гребень — **ость лопатки** (spina scapulae) — идущий по всей ее длине и разделяющий **предостную** (fossa supraspinata) и **заостную** (fossa infraspinata) ямки, акромион расположен не на переднем крае кости, а на вентральном конце ее ости.

Это, если можно так сказать, глобальное изменение в строении пояса связано с изменением положения конечностей у млекопитающих по сравнению с рептилиями и с последовавшими серьезными изменениями в мускулатуре конечности (см т 1, с 332—334). Большая часть мускулатуры, которая некогда начиналась от коракоидной пластинки, переместилась вверх на лопатку, сделав первую ненужной. Ость и акромион на самом деле представляют собой исходный передний край лопатки, предостная часть кости является новой полкой, надстроенной спереди от прежнего переднего края для размещения части той мускулатуры, которая переместилась вверх.

**ГРУДИНА (STERNUM)** (рис 130, 139). У многих рептилий грудина является вентральным, похожим на щит и обычно хрящевым элементом, который спереди сочленяется с плечевым поясом, а сзади с обоих боков соединяется с вентральными концами грудных ребер с образованием замкнутой грудной клетки. Грудина, вероятно, была развита у ранних тетрапод, хотя палеонтологические данные на этот счет крайне скудны, структуры подобного рода у рыб не обнаружено.

Среди современных амфибий большинство хвостатых имеет типичную грудинную пластинку из хряща; у бесхвостых грудинная пластинка или стержень имеется вентрально позади от пояса, а у некоторых форм есть и второй элемент спереди от пояса. Среди рептилий грудина утрачена у черепах, змей и некоторых змееподобных ящериц. У птиц (рис 139, Е) грудина представляет собой огромную окостеневшую структуру, поскольку к ней крепится большая часть массы грудных мышц, которые важны для полета, эта кость несет огромный вентральный киль для дополнительного размещения этой мускулатуры; исключение составляют бескилевые птицы, у которых способность к полету утрачена. У типичных млекопитающих обычно окостеневшая грудина по своему строению отличается от грудины рептилий или птиц. Она образует вытянутый, членистый стержень, с которым ребра сочленяются в «узлах».

Хотя грудина топографически связана с плечевым поясом, она обычно счита-

лась частью осевого скелета из-за ее тесной связи с системой ребер. Однако эмбриональное развитие показывает, что она закладывается независимо от ребер, таким образом, ее следует считать «добавкой» к плечевому поясу.

**ТАЗОВЫЙ ПОЯС** (рис. 140—143). Тазовый пояс — чисто эндоскелетное образование — заметно отличается от плечевого у всех позвоночных, возможно, даже более заметно у низших, чем у высших форм. Теории о том, что плечевой и тазовый пояса гомодинамны, т. е. каждому элементу тазового пояса соответствует элемент плечевого, совершенно безосновательны. У рыб (рис. 145) каждая половина тазового пояса является просто маленькой вентральной пластинкой (часто треугольной), погруженной в мышцы и соединительную ткань брюха первоначально непосредственно перед клоакой; у лучеперых рыб он может смещаться вперед. У рыб он никогда не имеет никакой связи с позвоночным столбом; мягкие ткани, по-видимому, достаточно хорошо закрепляют этот пояс и конечность на месте. Левая и правая половины пояса обычно контактируют спереди по средней линии. Этот контакт — первичный тазовый симфиз (*symphysis pelvina*) — дает им дополнительную взаимную опору; у акул и двоякодышащих две половины пояса сращены с образованием единого элемента. Вдоль своего заднебокового края пояс предоставляет место для прикрепления плавника. Хотя каждая половина пояса у рыб обычно является одиночным моноклитным образованием, у осетровых и ранней акулы *Cladodus* в ней наблюдаются следы подразделения, наводящие на мысль о том, что таз возник путем слияния исходно независимых базальных элементов плавника. У хрящевых, двоякодышащих и некоторых лучеперых рыб пояс остается хрящевым во взрослом состоянии; в других группах рыб каждая половина пояса окостеневает как единый элемент.

У тетрапод с появлением крупных конечностей, которые должны поддерживать вес тела, тазовый пояс радикально изменился. Для крепления мускулатуры конечности на поясе — особенно на вентральной его стороне — требуется большая площадь; задача поддержания тела и осуществления толчка при передвижении делает необходимой более прочную связь пояса с телом (рис. 140).

У тетрапод каждая половина исходной вентральной части пояса становится большой костной пластиной, лежащей в наклонном положении в боковой стенке тела. Она окостеневает из двух центров — спереди образуется лобковая кость (*pubis*), а сзади седалищная (*ischium*), — поэтому ее можно назвать лобково-седалищной пластинкой. От ее наружной поверхности начинаются мышцы конечности; она пронизана запирательным отверстием (*foramen obturatorium*), через которое выходит нерв, иннервирующий часть из этих мышц. На верхнелатеральном крае этой поверхности развивается вертлужная впадина (*acetabulum*) — большое округлое углубление, в которое входит головка проксимальной кости конечности — бедра. В образовании вертлужной впадины принимают участие и лобковая, и седалищная кости; верхняя часть вертлужной впадины сформирована подвздошной костью (*ilium*), которая образует дорсальную «треть» пояса. У рыб на поясе иногда имеется маленький дорсальный отросток, но даже у наиболее примитивных из известных амфибий этот отросток в качестве подвздошной кости уже вырос в большое стержневидное образование; вдобавок к этому первичному стержню вскоре развилась подвздошная лопасть. Под этой лопастью лежит расширенное крестцовое ребро, которое связывает пояс и позвоночник и является главным посредником в поддержании тела на конечностях.

Две половины тазового пояса в большинстве случаев на большом протяже-

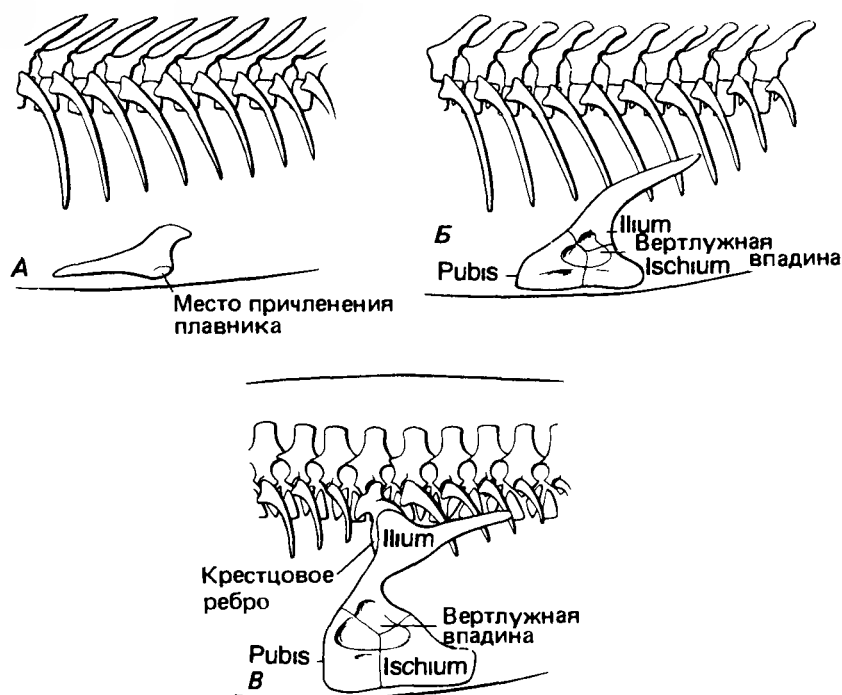


Рис. 140 Схемы, иллюстрирующие эволюцию тазового пояса и крестца при превращении рыб в амфибий. А Вид слева тазовой области рыбы, наверху помещаются позвоночный столб и ребра, внизу — маленький тазовый пояс. Б Прimitives для тетрапод состояние, наблюдаемое у некоторых ранних ископаемых амфибий. Пояс разросся и имеет три типичных костных элемента. Подвздошная кость тянется вверх, но, по-видимому, она соединялась с позвоночником, прикрепляясь к ближайшим ребрам только посредством связок. В Пояс еще больше увеличился в размерах, и подвздошная кость стала неподвижно прикрепляться к увеличенным крестцовым ребрам. Передний конец обращен влево.

нии сращены вентрально в тазовом симфизе. Клоака лежит позади от тазового пояса; следовательно, пояс и связанные с ним ребра и позвонки образуют костное кольцо, ограничивающее тазовое выходное отверстие, через которое должно проходить содержимое половой, выделительной и пищеварительной систем, прежде чем покинуть тело. Размеры выходного отверстия являются важным параметром у откладывающих крупные яйца и живородящих форм.

У амфибий наблюдается заметная вариабельность в строении тазового пояса (рис. 141). Задний отросток подвздошной кости, характерный для самых древних форм, рано редуцировался, и эта кость стала лишь узкой вертикальной лопастью, прилегающей к крестцовому ребру. У многих вымерших амфибий лобковая кость не окостеневала и она никогда не окостеневает у современных форм. Таз хвостатых земноводных в основном похож на таз более древних форм, за исключением того, что спереди образовался срединный хрящевой предлобковый элемент (не изображен), который служит в качестве дополнительной опоры для стенки брюха. У бесхвостых амфибий в связи с передвижением прыжками и укорочением позвоночного столба подвздошная кость узка и тянется не только вверх, но и далеко вперед от вертлужной впадины.

У рептилий (рис. 142, А) лопасть подвздошной кости, как правило, расширена для крепления на наружной ее поверхности увеличенных мышц конечности, а на

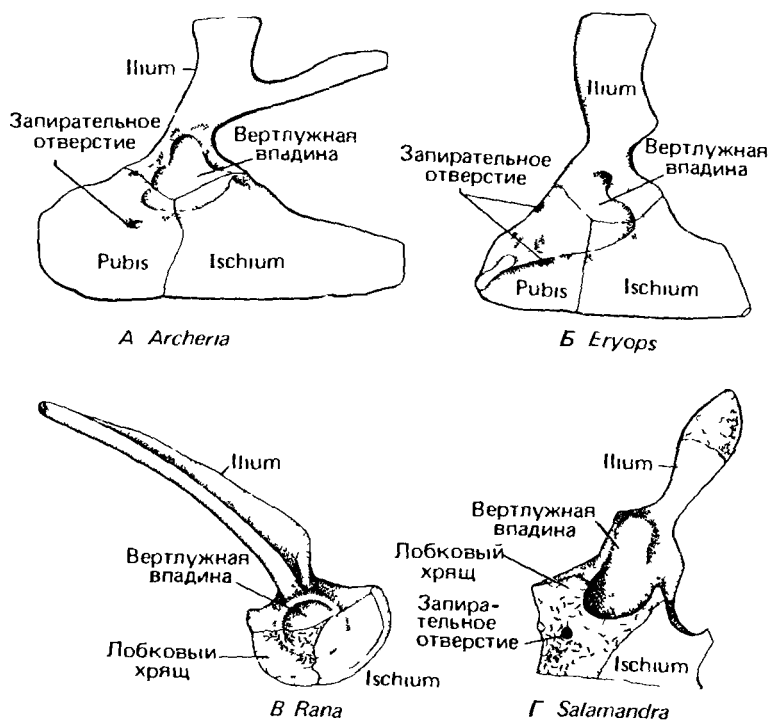


Рис. 143 Тазовый пояс амфибий. А. Прimitивный ископаемый лабиринтодонт. Б. Типичный более поздний лабиринтодонт. В. лягушка. Г. Хвостатая амфибия. Исходно присутствовавший задний отросток подвздошной кости сохраняется у многих рептилий (ср. рис. 142 и 143), но утрачен у большинства амфибий (на Б представлен выступом). У бесхвостых амфибий подвздошная кость преобразована в длинный стержень. Лобковый элемент первично был хорошо окостеневшим, но остается хрящевым у многих ископаемых форм и у всех современных амфибий. Передний конец обращен влево.

внутренней — двух или более крестцовых ребер, а не одного, как у амфибий. Внутри этого класса происходят большие изменения в строении таза. Большая часть наружной поверхности лобковоседалищной пластинки была исходно занята обширным мясистым началом мышцы (наружной лобковоседалищнобедренной; см. рис. 210), идущей к нижней стороне бедра. Под прикрытием начала этой мышцы, как правило, развивается затянутое перепонкой отверстие, или окно, разделяющее лобковую и седалищную кости и превращающее тазовый пояс в структуру, состоящую из трех ветвей; это лобковоседалищное (или щитовидное) окно (*fenestra puboischiadica s. thyroidea*) имеется у черепах, гаттерии и ящеров (рис. 142, Б).

У архозавров (рис. 142, В—Д) пояс сильно видоизменяется в связи с развитием двуногого передвижения. У этих рептилий и их потомков птиц дно вертлужной впадины обычно становится открытым, т. е. приобретает окно. Вентральная пластинка имеет тенденцию редуцироваться, а мышцы конечности сдвигаются своими прикреплениями вперед или назад к концам лобковой и седалищной костей, приобретая более выгодные плечи рычагов. Концы обеих этих костей сильно отогнуты вниз, и у всех архозавров, кроме примитивных ископаемых представителей, симфиз образуют только самые их кончики. У бипедальных архозавров

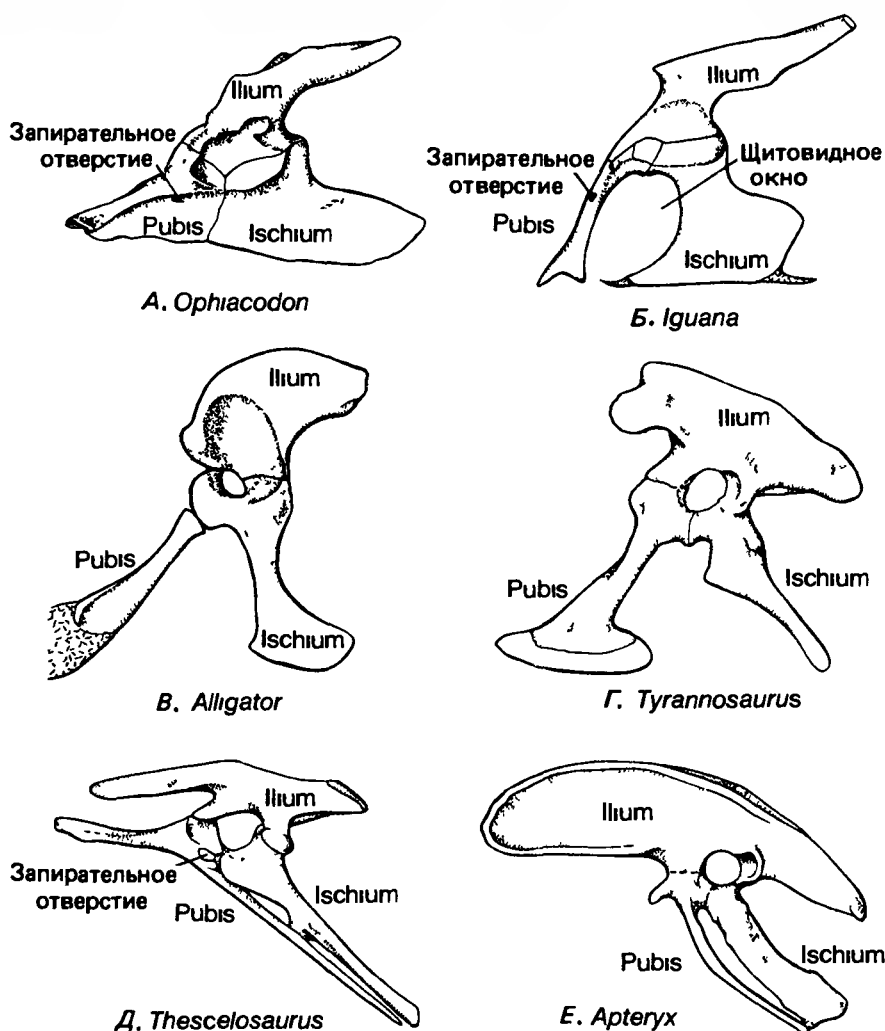


рис. 143. Тазовый пояс рептилий и птиц. А. Примитивная рептилия Б Ящерица В Аллигатор. Г. Ящеротазовый динозавр (Saurischia). Д. Птицетазовый динозавр (Ornithischia) Е. Птица (киви) На А подвздошная кость (ilium) представляет собой узкую лопасть, что наблюдается также и у ящериц; у других форм она более расширена У динозавров и птиц, передвигающихся на двух ногах, подвздошная кость разрослась вперед почти так же, как у млекопитающих (см. рис. 143) У архозавров (В, Г, Д) и произошедших от них птиц дно вертлужной впадины, как правило, имеет отверстие У примитивных рептилий лобковоседалищная пластинка сплошная. У ящериц между лобковой и седалищной костями образовалось большое щитовидное окно, от перепонки которого берет начало крупная мышца, идущая к бедру (такая же картина у гаттерии и черепах). Похожее окно характерно для млекопитающих, но у последних в его образовании участвует запирательное отверстие У таких архозавров, как крокодилы и ящеротазовые динозавры, строение вентральной части таза на первый взгляд тоже кажется похожим. Однако в действительности это не так; лобковая и седалищная кости своими концами обращены вниз, и истинный вентральный край пояса представлен всем криволинейным нижним контуром этих костей. На В и Г таз трехлучевой с простой лобковой костью; на Д лобковая кость двурогая, так что таз четырехлучевой. У птиц передний отросток лобковой кости редуцирован или отсутствует. У крокодилов лобковая кость вытеснена седалищной из вертлужной впадины; лобковый отдел пояса продолжается вперед вдоль брюха в виде волокнистого хряща Передний конец обращен влево

и у птиц подвздошная кость вытянута горизонтально в связи со значительным увеличением числа крестцовых позвонков, которые должны передавать вес тела на конечности через подвздошную кость. У так называемых ящеротазовых динозавров, *Saurischia*, лобковая и седалищная кости, как правило, становятся стеревидными и получается трехлучевой таз (рис. 142, Г). У крокодилов (рис. 142, В) таз в принципе имеет сходное строение за исключением того, что седалищная кость разрослась и вытеснила лобковую из вертлужной впадины. Так называемые птицетазовые динозавры (рис. 142, Д), *Ornithischia*, получили свое название благодаря тому, что (как и у птиц) тонкий основной стержень лобковой кости повернулся далеко назад и лег параллельно седалищной кости; эта схема по-видимому, позволяет травоядным бипедальным формам более удачно с точки зрения равновесия распределить крупные органы пищеварения на уровне задних конечностей. В качестве опоры для брюха лобковая кость может образовывать мощный отросток, направленный вперед — примерно туда, где исходно находился ее стержень.

У птиц (рис. 142, Е), как и у птицетазовых динозавров, лобковая кость отклонилась назад. Передний лобковый отросток, однако, развит слабо; сильно развитая грудина занимает большую часть брюшной стенки тела, поэтому нет существенной необходимости в дополнительном укреплении последней при помощи такого отростка. У птиц, за исключением африканского страуса, тазовый симфиз исчез и две половины пояса широко разнесены вентрально в соответствии с большой относительной величиной птичьего яйца и вытекающей необходимостью в широком тазовом выходном отверстии. Однако некоторое укрепление вентральных частей пояса у многих птиц достигается срастанием задних концов трех тазовых элементов каждой стороны.

В тазовом поясе зверообразных рептилий и млекопитающих (рис. 143) произошли заметные изменения, связанные с изменением положения конечностей и преобразованием мускулатуры. Мышцы, а также кости таза, от которых они начинаются, заметно повернуты против часовой стрелки, если смотреть с левой стороны. Подвздошная кость, которая первично была направлена верхним концом главным образом назад, теперь на своем пути вверх к крестцу отклоняется вперед. Лобковая и седалищные кости, напротив, сдвинулись назад, так что вентральная пластинка практически совсем не выступает вперед за вертлужную впадину.

Подвздошная кость млекопитающих первично представляет собой довольно тонкий стержень треугольного сечения; однако у тяжеловесных копытных (например, у лошадей, крупного рогатого скота, а также у слонов) и бипедальных форм (например, у человека), у которых имеются особенно мощные ягодичные мышцы, идущие к бедру от подвздошной кости, последняя сильно расширяется. Как и у многих рептилий, лобковоседалищная пластинка имеет окно. Однако здесь в отличие от рептилий отверстие для запирающего нерва включено в окно, называемое поэтому *запирательным* (*fenestra obturatoria*). В связи с живорождением тазовое выходное отверстие часто бывает шире у самки, и у некоторых форм ко времени родов симфиз (главным образом между лобковыми костями) разрыхляется под воздействием гормонов. Некоторые млекопитающие, такие, как кроты и землеройки, не имеют тазового симфиза. У однопроходных и сумчатых имеется пара «сумчатых» костей (*ossa prepubica*), которые тянутся вперед от лобковых и поддерживают стенку брюха. Этих костей не было у предковых

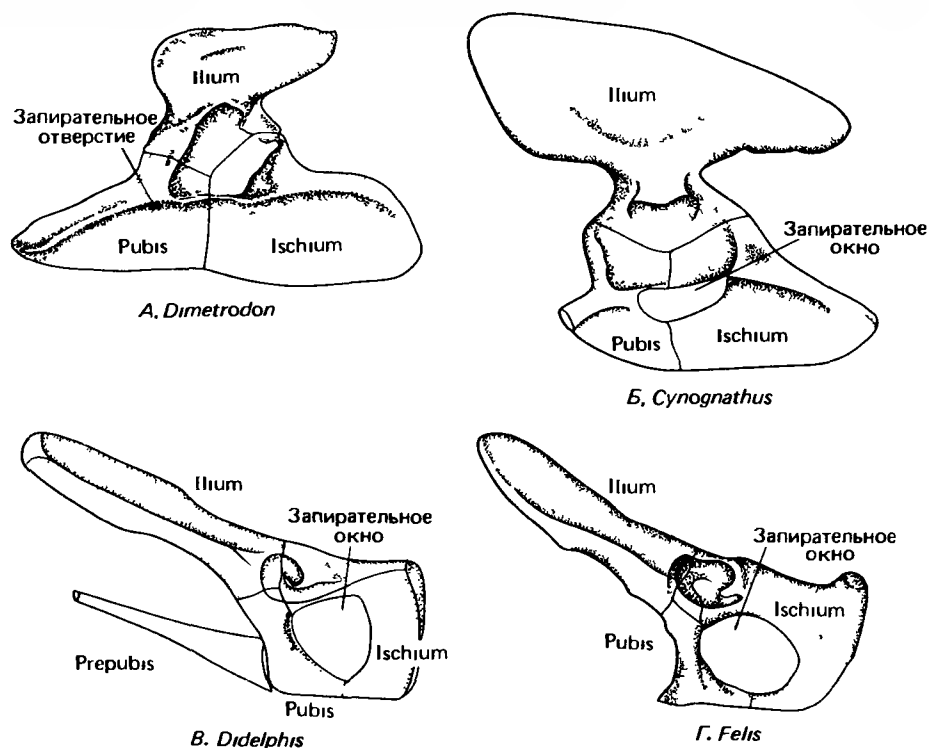


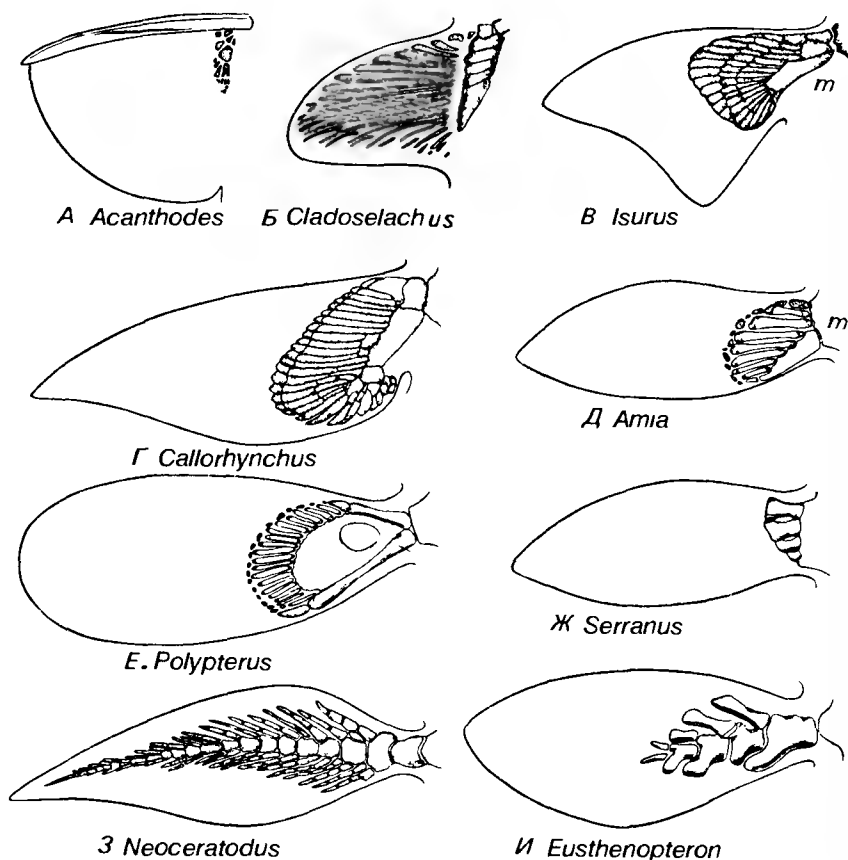
Рис 143 Тазовый пояс зверообразных рептилий и млекопитающих. А. Прimitивный пеликозавр. Б. Терапсид. В. Опоссум. Г. Кошка. Таз диметродона имеет первичное для рептилий строение. У терапсид подвздошная кость разрослась вперед, лобковая и седалищная кости отклонились назад, а запирательное отверстие увеличилось до запирательного (или щитовидного) окна (подобного окну многих современных рептилий). У опоссума и кошки таз имеет типичное для млекопитающих строение — с большим запирательным окном, укороченной седалищной костью и узкой подвздошной (однако, она вторично расширена у многих тяжеловесных млекопитающих). Опоссум, как и другие сумчатые, а также однопроходные, имеет пару «сумчатых костей» (предлобковых, *prepubes*), не характерных для других групп. У кошки, как и у некоторых других млекопитающих, в вертлужной впадине имеется дополнительная кость.

рептилий, и они отсутствуют почти у всех плацентарных млекопитающих<sup>1</sup>; причина их появления у двух названных групп примитивных млекопитающих не ясна (хотя они и дают опору брюшным мышцам и сумке для детеныша).

**ПАРНЫЕ ПЛАВНИКИ РЫБ** (рис. 144, 145). Если не считать различных своеобразных парных плавников у ранних форм, то парные плавники большинства рыб — как современных, так и ископаемых — можно отнести к двум основным типам; существуют, кроме того, и различные промежуточные варианты. Один тип — это **архиптеригий** (*archipterygium*), представленный в своем характерном виде у двоякодышащей рыбы *Neoceratodus* (рис. 144, 3; 145 Г). Скелет этого листообразного плавника с узким основанием состоит из членистой центральной оси и боковых лучей, которые обычно лучше развиты на переднем (преаксиальном) крае плавника. Типичный архиптеригий наблюдается у ископаемых двоякодышащих и у

<sup>1</sup> Такие предлобковые элементы зарегистрированы по крайней мере у одного плацентарного, найденного в меловых отложениях Монголии.





Грудные плавники рыб Все плавники — левые, показаны с верхней стороны и сориентированы так, что длинная ось тела на странице направлена вертикально передним концом вверх Показан контур целого плавника, а справа на каждом рисунке, кроме А, изображена суставная часть пояса Хрящ показан точками а кость оставлена белой А Ископаемый акантодий, у которого эндоскелет плавника слабо развит, а рассекающий воды и главную опору плавника образует шип Б Прimitивная ископаемая акула, скелет плавника состоит из параллельных стерженьков В Современная акула, узкое основание увеличивает подвижность плавника, базальные стерженьки сконцентрированы с образованием метаптеригиальной оси (metapterygium, *m*) — вытянутого заднего базального элемента Г Сходный тип плавника, характерный для химер Д Первичный тип плавника лучеперых, построен из параллельных стерженьков, но метаптеригиальная ось имеется Е Уклонившаяся разновидность последнего типа, наблюдаемая у архаичной лучеперой рыбы — многопера Ж Костистая рыба (каменный окунь) с сильно редуцированным эндоскелетом плавника З Типичный архиптеригий австралийской двоякодышащей рыбы И Неполный архиптеригий ископаемой кистеперой рыбы (А — по Watson, Б — по Dean, В и Г — по Mivart)

некоторых ранних кистеперых; следовательно, архиптеригий, возможно, является исходным типом плавника мясистолапастных. Однако, за исключением аберрантного семейства вымерших акул, он не известен в других группах рыб — как древних, так и современных, — поэтому, маловероятно, чтобы он был предшественником других типов плавников. У большинства кистеперых наблюдается неполная разновидность архиптеригия (рис. 144, И; 145, Д), имеющая короткую ось и обычно сохраняющая лучи только на переднем крае — эта схема плавника очень интересна как предвосхищающая, по-видимому, план строения скелета конечности тетрапод

От архиптеригия сильно отличается плавник типа складки, наблюдаемый у древних палеозойских акул, таких, как *Cladoselachus* (рис. 144, Б; 145, А, *Cladodus*). Здесь плавник имеет широкое основание и, следовательно, является лишь малоподвижным горизонтальным стабилизатором: выступающая плавниковая ось отсутствует и скелет состоит из параллельных хрящевых стерженьков. Плавник этого типа сохраняется с некоторыми изменениями у современных хрящевых рыб (рис. 144, В, Г; 145, Б, В, Е). Главное изменение состоит в том, что основание плавника обычно сильно сужается, за счет чего он приобретает большую подвижность и эффективнее выполняет функцию руля. В результате сужения основания базальные хрящи тесно смыкаются; как правило, один из самых задних хрящей становится особенно крупным, и к нему, как к оси, причленяются многие из других стерженьков. Этот осевой элемент часто именуется метаптеригиальным (*metapterygium*)<sup>1</sup>. Очевидно, что такой современный тип плавника акул представляет собой промежуточный вариант между плавником типа складки и архиптеригием, поскольку у акул имеется главная плавниковая ось с боковыми лучами, хотя почти все лучи располагаются на наружном, или переднем, крае оси. По крайней мере у пластиножаберных плавник типа складки с параллельными скелетными стерженьками, видимо, является первичным; это наводит на мысль о том, что архиптеригий — это вторичный, а не первичный тип плавника.

Лучеперые по определению представляют собой группу рыб, у которых, как правило, эндоскелет и мускулатура практически не заходят в лопасть плавника, образованную в основном кожной перепонкой, поддерживаемой кожными лучами. Анализ ряда плавников лучеперых показывает, что они произошли из плавника типа складки и эволюировали сходно с акулами. Изначальной конструкцией служил ряд параллельных стерженьков; у такой примитивной лучеперой формы, как осетр, брюшной плавник (рис. 145, Ж) имеет широкое основание и многочисленные стерженьки, заходящие в лопасть; сходная конструкция брюшного плавника наблюдается и у примитивных акул. У более поздних акул и у лучеперых форм существует тенденция к сужению основания плавника и увеличению его подвижности, результатом чего является развитие в некоторых случаях метаптеригиальной оси (рис. 144, Д)<sup>2</sup>. У костистых рыб (рис. 144, Ж; 145, К) скелет плавников сильно редуцирован; в грудном обычно остается лишь небольшое число коротких параллельных стерженьков, а в брюшном они могут быть редуцированы еще сильнее — до состояния крошечных косточек или хрящиков.

У рыб грудные плавники обычно более важны как средства управления, чем брюшные; поэтому они крупнее и имеют более мощный скелет. В отличие от внешне практически неизменных у рыб грудных плавников брюшные могут редуцироваться или, как у многих костистых рыб, сдвигаться вперед под плечевой пояс (см. рис. 36, Б) и даже дальше — под «подбородок», — помогая поддерживать устойчивость тела в воде; такое перемещение обычно коррелирует с перемещением грудных плавников в дорсальном направлении. У хрящевых рыб и по крайней мере у одной панцирной в связи с внутренним оплодотворением (см.

<sup>1</sup> Некоторые акулы имеют три элемента, причленяющиеся основаниями к плечевому поясу; их называют про-, мезо- и метаптеригиальными элементами, однако, за исключением последнего, они сильно изменчивы.

<sup>2</sup> У многопера (*Polypterus*; рис. 144, Е) грудной плавник имеет своеобразное строение, но все же ему предшествовал плавник из параллельных стерженьков.

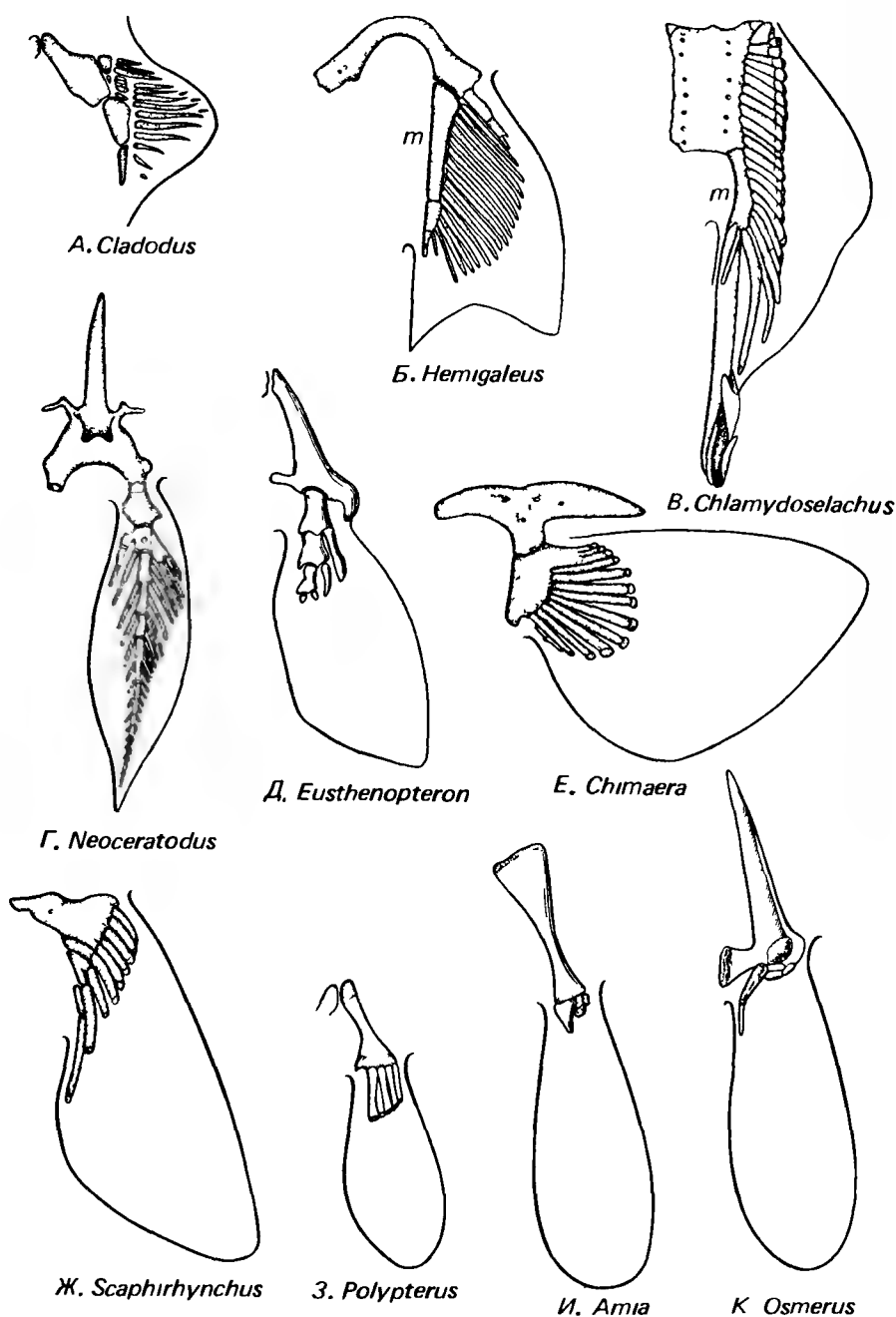


Рис. 145. Брюшные плавники рыб. Все плавники — левые и показаны снизу; средняя линия тела находится левее плавника, передний конец обращен вверх. В каждом случае показан контур плавника. Изображена левая половинка тазового пояса, или весь пояс, если половинки сращены. Хрящ показан точками, а кость оставлена белой. А. Прimitивная карбоновая акула; плавник имеет широкое основание, а в качестве скелета — параллельные стерженьки. Б. Самка современной акулы со сходным строением плавника. В. Самец акулы с дополнительными хрящами, поддерживающими птеригоподий. Г. Архиптеригий австралийской двоякодышащей рыбы. Д. Неполный архиптеригий древней кистеперой рыбы. Е. Плавник самки химеры, по существу схожий с плавником самки акулы. Ж. Американский лопатонос, также имеющий плавник, подобный акульему. З. Многопер. И. Ильная рыба. К. Костистая рыба, внутренний скелет плавника которой почти полностью редуцирован. *m* — metapterygium. (А — по Jaekel; Б — по Garman; В — по Goodey; Г, З, И — по Davidoff; Д — по Gregory.)

гл. 13) на брюшных плавниках развиваются пальцевидные придатки (pterygopodia), которые поддерживаются дополнительными задними хрящами (рис. 145, В).

**КОНЕЧНОСТЬ ПРИМИТИВНЫХ ТЕТРАПОД** С первого взгляда конечности тетрапод кажутся поразительно непохожими на плавники рыб, однако при более внимательном рассмотрении становится очевидным, что их сходство маскируют большие размеры и большая сложность конечностей и что, по сути дела, они построены по единому плану. Многочисленные мышцы, которые окружают скелет конечности тетрапод, на основании сравнительных и эмбриологических данных можно разделить на две группы, сопоставимые с более простыми мышечными массами, лежащими на верхней и нижней сторонах плавника рыб, а элементы скелета конечностей наземных форм в сущности сопоставимы с опорными образованиями неполного архиптеригия кистеперых рыб.

Конечность примитивного наземного позвоночного состоит из трех основных сегментов (рис. 146). И в передней, и в задней конечностях (гомологичных соответственно грудному и брюшному плавникам) проксимальный сегмент направлен вбок от тела и включает только один костный элемент — плечо или бедро, — который первично двигался вперед и назад по существу в горизонтальной плоскости. Дистальнее локтя или колена находится второй сегмент, который поднимает тело над землей — древние тетраподы не ползали на брюхе. Движение в локте и колене в вертикальной плоскости, параллельной длинной оси тела, складываясь с переднезадним движением проксимального элемента, способствовало удлинению шага. В этом втором сегменте имеются две кости: лучевая и локтевая в передней конечности, большая и малая берцовые — в задней; первым в обоих случаях назван преаксиальный (передний или медиальный) элемент пары.

Третий сегмент в обеих конечностях представлен лапой, называемой в грудной конечности кистью, а в тазовой — стопой. Он включает проксимальный отдел — запястный или предплюсневой, являющийся более или менее гибким посредником между лапой и более проксимальной частью конечности, и дистальный — пальцы, которые ставятся на землю. Проксимальный элемент пальца (заключенный в ладонь или в подошву) относится к метаподию (metapodium) — т. е. к пясти или плюсне; остальные элементы представляют собой фаланги.

Как уже говорилось выше, этот план строения скелета в своей основе сопоставим с тем, что наблюдается у кистеперых родственников тетрапод (рис. 147).

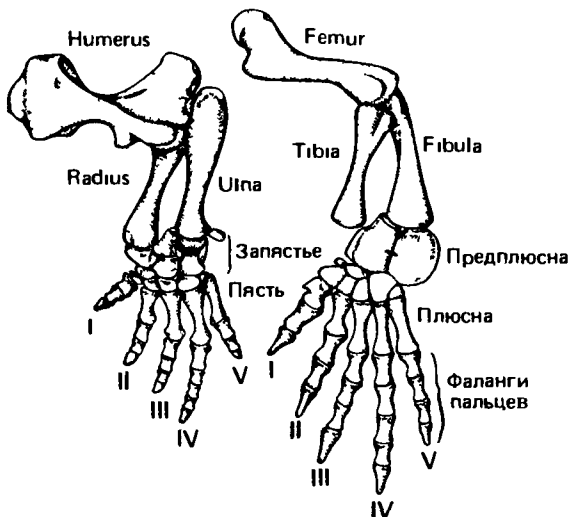


Рис. 146. Передняя и задняя левые конечности примитивной рептилии (*Ophiacodon*), иллюстрирующие общий план строения конечностей ранних тетрапод. Пальцы обозначены римскими цифрами.

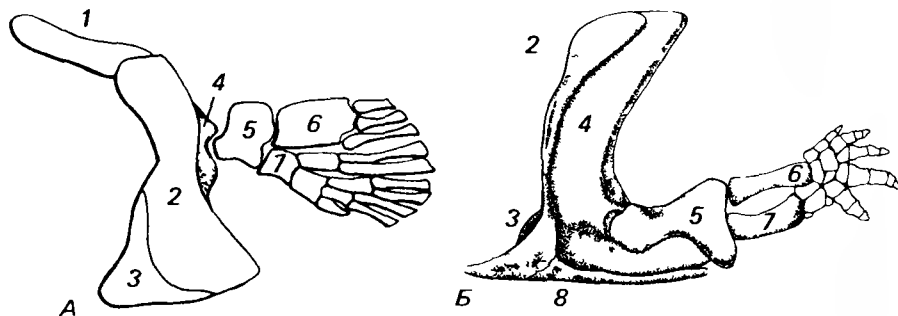
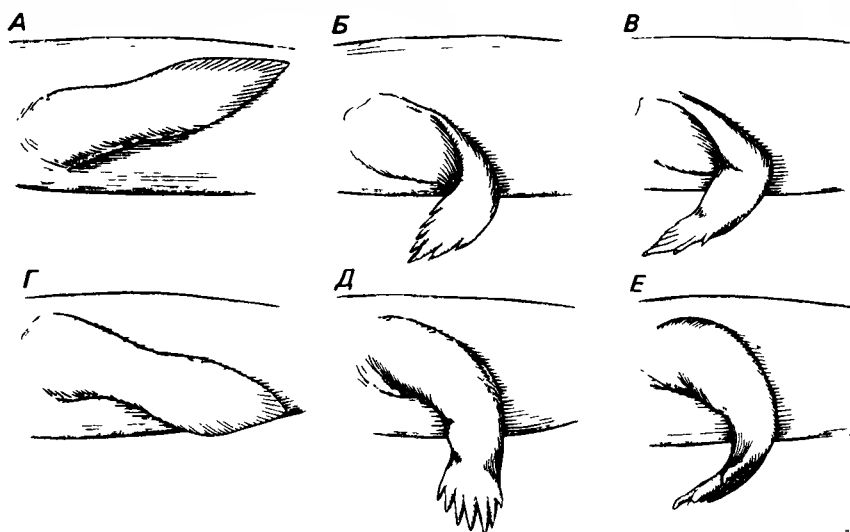


Рис. 147 Плечевой пояс и грудная конечность кистеперой рыбы (А) и древней ископаемой амфибии (Б); структуры приведены в сходное положение, чтобы показать принципиальное сходство конструкций. 5, 6 и 7 — соответственно плечевая, лучевая и локтевая кости наземного позвоночного и их очевидные гомологи в плавнике рыбы. 1 — аноклейтрум; 2 — клейтрум; 3 — ключица; 4 — лопатка; 8 — межключица. Передний конец обращен влево. (А по Gregory.)

у которых имеются единственный проксимальный элемент, сочленяющийся с поясом и соответствующий плечу или бедру, и два элемента во втором «сегменте», сравнимые с лучевой и локтевой костями грудной конечности или с большой и малой берцовыми костями задней ноги. Дистальнее скелет плавника известных кистеперых характеризуется неправильным и изменчивым ветвлением; гомология этих дистальных элементов с конкретными костями кисти или стопы в деталях непонятна.

Между передней и задней ногами тетрапод, несмотря на принципиальное сходство схем их скелета, с самого начала существовали заметные различия, и многие из этих различий сохранились у более поздних тетрапод. Особое внимание следует обратить на различия основных суставов между сегментами конечностей. Лучевая и локтевая кости довольно свободно ротируются относительно плеча в локтевом суставе, но соответствующий ему коленный сустав неизменно является простым шарниром, не способным к ротации. Суставы запястья по существу являются шарнирными; у млекопитающих голеностопный сустав также является шарнирным, однако у рептилий и ранних амфибий стопа могла легко ротироваться относительно голени. Истоки этой разницы в строении суставов, по-видимому, можно искать в противоположной ориентации поверхностей грудного и брюшного плавников (ладонной поверхности наружу, а подошвенной внутрь) у предков тетрапод (рис. 148). Произшедшие с ними изменения еще не совсем ясны, но гипотеза, которую мы здесь представим, кажется наиболее правдоподобной. Как и у современных двоякодышащих плавники рыб — предков тетрапод — отходили наружу и назад от тела. В грудном плавнике кисть развернулась пальцами вперед главным образом за счет поворота предплечья вперед в будущем локте, поэтому в будущем запястном отделе было достаточно простого шарнира. В отведенном вбок от тела брюшном плавнике развился простой шарнир в будущем колене, который позволил привести голень в вертикальное положение; однако при этом стопа оказалась обращенной пальцами более или менее вбок, и, следовательно, чтобы развернуть ее вперед была необходима крутая ротация в будущей предплюсне.

**ФУНКЦИЯ И ПОЛОЖЕНИЕ КОНЕЧНОСТЕЙ.** Переход к наземному существованию вызвал революцию в локомоции позвоночных. У рыб поступательное движение



14. Схемы, иллюстрирующие процесс изменения положения парных конечностей при превращении рыбы в амфибию. А—В. Грудная конечность. Г—Е. Тазовая конечность. А, Г. Положение у рыбы. Б, Д. Переходная стадия. В, Е. Положение у амфибии. (См. текст.)

вперед обычно выполняется посредством волнообразных движений туловища и хвоста. Волнообразное движение долго продолжало играть важную роль у ранних тетрапод и по-прежнему играет ее у хвостатых земноводных (рис. 135). В этом случае «слабые» конечности в качестве активных локомоторных органов играют лишь второстепенную роль; они в большой мере являются пассивными органами, через которые усилие волнообразных движений тела может прикладываться к земле. Однако у тетрапод конечности, как правило, принимают на себя активную и преобладающую роль в передвижении.

У примитивных наземных позвоночных — и амфибий, и рептилий — конечности были выставлены далеко в стороны от тела. Это положение еще сохранилось у современных хвостатых амфибий и с небольшими изменениями у черепах, ящериц и гаттерии. Но оно расточительно, потому что приводящая мускулатура конечностей расходует много энергии только на поддержание тела над землей; в связи с этим у большинства наземных позвоночных эта исходная конструкция различными путями преобразовалась. Бесхвостые амфибии специализировались в передвижении прыжками, и их задние конечности сильно видоизменились. У архозавров проявлялась сильная тенденция к бипедализму, и мезозой видел множество бипедальных динозавров (см. рис. 47). Передние ноги слабо видоизменились, но задние конечности усилились и удлиннились, а колени повернулись вперед — по существу под тело — за счет чего отпала необходимость в постоянном напряжении приводящей мускулатуры. Многие из этих гигантских рептилий вернулись к четвероногому передвижению и современные архозавры — крокодилы — также являются четвероногими. С освобождением передних конечностей от локомоторной функции у некоторых архозавров стало возможным развитие крыльев и полета. Птерозавры приобрели перепонку крыла, поддерживаемую одним вытянутым пальцем; птицы с их оперенными крыльями произошли от другой группы бипедальных архозавров.

Вторым типом значительного усовершенствования наземной локомоции, противоположным бипедализму, было развитие эффективного четвероногого передвижения, характерного для млекопитающих. У этих животных колено повернуто вперед, как у бипедальных рептилий и птиц, но кроме того локоть повернут назад и приведен вплотную к телу. Движение конечностей, таким образом, теперь стало происходить целиком в так называемой парасагиттальной плоскости, что позволяет делать более длинный шаг и развивать большую скорость; кроме того, увеличивается экономичность передвижения, т. к. все четыре конечности поддерживают тело без постоянного напряжения приводящей мускулатуры, необходимого при старом, расставленном положении ног. Этот способ локомоции был развит терапсидами и остается относительно мало измененным у большинства современных млекопитающих. Существует, однако, большое число отклонений от обычного способа передвижения четвероногих млекопитающих; это — и полет летучих мышей, и своеобразное продвижение кротов под землей, и бипедализм человека.

Многие амниоты, несмотря на свои приспособления к наземному существованию, вернулись в воду, в результате чего видоизменилось строение их конечностей. В общем конечности водных тетрапод, как правило, вновь приобретают форму плавника с укороченными проксимальными сегментами и расширенной «лапой». У менее специализированных водных форм, таких, как тюлени, проксимальные элементы могут оставаться слабо измененными, но у продвинутых форм, таких, как китообразные и вымершие ихтиозавры и плезиозавры, вся конечность может быть преобразована в плавник (рис. 149). Водные птицы обычно плавают с помощью перепончатых задних лап, но пингвины и чистиковые используют в качестве плавательных органов свои мощные крылья.

Гимнофионы, змеи, амфисбены и некоторые ящерицы отказались от конечностей и вернулись по существу к угревидному типу локомоции рыб, основанному на волнообразном движении тела; гимнофионы, амфисбены и большинство безногих ящериц являются роющими животными, какими, вероятно, были и предки змей. У китообразных и сирен редуцированы или отсутствуют тазовые конечности, а у таких бипедальных форм, как некоторые динозавры и нелетающие птицы, редуцированы передние конечности.

**ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ** (humerus; рис. 150). У многих примитивных тетрапод оба конца плеча сильно расширены и как бы «скручены» друг относительно друга; проксимальный конец кости ориентирован по существу горизонтально, а дистальный конец наклонен, так что его вентральная поверхность обращена отчасти вперед — навстречу ориентированному косо предплечью. В проксимальной части плеча развиты мощные отростки для грудной, дельтовидной и подлопаточной мышц; окончание последней у млекопитающих представлено малым бугорком (*tuberculum minus*). Большой бугорок (*tuberculum majus*) на плече млекопитающих предоставляет место для прикрепления других мышц, идущих от лопатки. У примитивных тетрапод проксимальная сочленовная поверхность вытянутой овальной формы покрывает конец кости; у более поздних форм имеется тенденция к образованию сферической головки, выделенной на стержне. Первично стержень между проксимальным и дистальным расширениями если и был выражен, то слабо, но у многих мелких рептилий и у большинства птиц и млекопитающих эта кость является более тонкой и вытянутой.

В дистальной части плечо несет на своей передневентральной поверхности

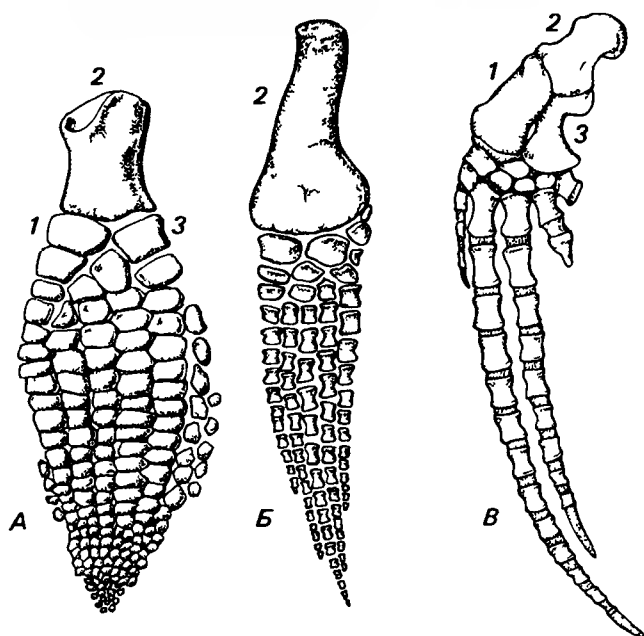


Рис 149 Конечности морских тетрапод, вновь преобразовавшиеся в плавники рыбьего типа. Грудные конечности ихтиозавра (А), плезиозавра (Б), кита (В). У всех этих животных произошло укорочение и расширение проксимальных костей и увеличение числа фаланг. У ихтиозавров произошло также увеличение числа пальцев. 1 — radius, 2 — humerus, 3 — ulna (А — по Huene, Б — по Williston, В — по Flower)

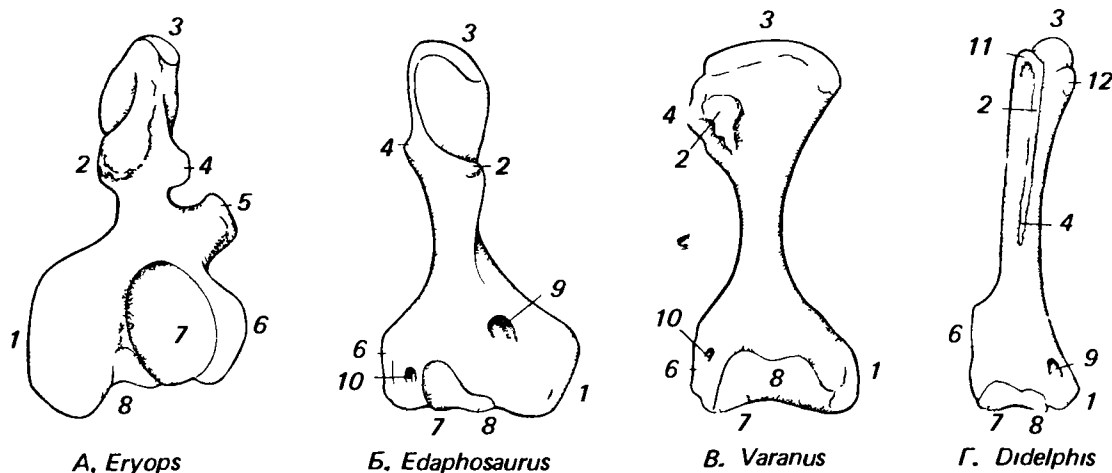


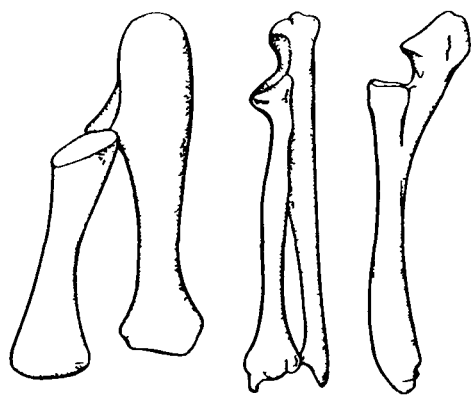
Рис 150 Плечевые кости палеозойской мифии (А), примитивной ископаемой рептилии (Б), ящерицы (В), опоссума (Г), все кости показаны с вентральной стороны. На А представлена левая плечевая кость, в остальных случаях — правые. Исходно плечевая кость была короткой (практически не имела стержня) и сильно расширенной на обоих концах (на А и Б проксимальное расширение повернуто примерно на 90 градусов относительно дистального и поэтому выглядит узким). Во всех случаях имеется мощный гребень, к которому прикреплены грудная и дельтовидная мышцы. У более поздних форм кость стала относительно длинной и тонкой, особенно у мелких животных. У примитивных рептилий в дистальной части кости присутствуют отверстия во внутреннем, или постаксиальном, крае (foramen entercondylare, 9) и в наружном, или преаксиальном, крае (foramen ectercondylare, 10). Первое отверстие сохраняется у различных млекопитающих и у гаттерии, а второе — у многих рептилий. 1 — внутренний надмыщелок, на котором начинаются сгибательные мышцы предплечья, 2 — пекторальный гребень, 3 — головка, 4 — дельтовидный гребень, 5 — отросток (супинаторный), который у рептилий замкнул отверстие наружного надмыщелка, 6 — наружный надмыщелок, на котором начинаются разгибательные мышцы предплечья, 7 — мыщелок для лучевой кости, 8 — мыщелок, или блок, для локтевой кости, 11 — большой бугорок, на котором оканчиваются предостная и заостная мышцы, 12 — малый бугорок, на котором оканчивается подлопаточная мышца.



округлый мыщелок для лучевой кости; постаксиальнее этого мыщелка на конце кости имеется выемка с блоковидной сочленовной поверхностью для локтевой кости. Дистальная часть плечевой кости расширена в обе стороны для крепления мышц предплечья; на переднем (наружном) крае находится **наружный надмыщелок** (eatericondylus), а более крупный **внутренний надмыщелок** (entepicondylus) располагается на заднем (внутреннем) крае. У всех ранних рептилий (реже у амфибий) имеется большое **отверстие внутреннего надмыщелка** (foramen entepicondylare) для нерва и кровеносных сосудов. Проксимальнее наружного надмыщелка исходно имеется отдельно выступающий отросток, который у некоторых рептилий срастается с наружным надмыщелком, замыкая еще одно отверстие. Это **отверстие наружного надмыщелка** (foramen eatericondylare) сохраняется у многих черепах, ящериц и у гаттерии, а отверстие внутреннего надмыщелка — у гаттерии и у многих примитивных млекопитающих; но у многих рептилий и млекопитающих и у всех птиц оба отверстия пропали.

**ЛУЧЕВАЯ И ЛОКТЕВАЯ КОСТИ** (radius и ulna; рис. 151). Толстая, колоннообразная лучевая кость поддерживает тело на кисти и сочленяется на своих верхнем и нижнем концах соответственно с плечом и запястьем. За исключением случаев крайней специализации к водному образу жизни, ее строение варьирует слабо.

Локтевая кость лежит в предплечье латеральнее лучевой. Она редко принимает на себя сколько-нибудь значительную часть нагрузки, но важна для крепления мышц. Внизу она сочленяется с запястьем; наверху, в локте, она сочленяется посредством выемки с дистальным краем плеча. Над этой выемкой локтевая кость продолжается в качестве **локтевого отростка** (olecranon); за этот отросток тянется оканчивающаяся на нем трехглавая мышца плеча, ответственная за разгибание (т. е. выпрямление) локтя. У некоторых млекопитающих стержень локтевой кости может срастаться с лучевой или полностью утрачиваться, но локтевой отросток имеется всегда.



**A** *Ophiacodon*    **Б.** *Ursus*    **В** *Equus*

рис. 151. Левые лучевая и локтевая кости при виде с разгибательной (дорсальной, переднелатеральной) стороны у примитивной рептилии (А), медведя, у которого представлено типичное для млекопитающих строение (Б), и лошади (В). Плечо сочленяется с изогнутой поверхностью выемки в локтевой кости и с примыкающей фасеткой лучевой; выступающий проксимально олекрanon локтевой кости служит для прикрепления мощной трехглавой мышцы плеча, которая разгибает локоть. У многих млекопитающих, как и у лошади, дистальная часть локтевой кости редуцирована и сращена с лучевой.

**КИСТЬ** (manus; рис. 152—156). Проксимальная часть кисти состоит из группы маленьких элементов, которые образуют **запястье** (carpus) — гибкий посредник между предплечьем и пальцами. Первично, как это наблюдается у ранних тетрапод (рис. 152), в запястье, по-видимому, было 12 элементов, расположенных в три ряда:

1. Три проксимальных элемента, находящихся непосредственно дистальнее костей предплечья; они логично названы **лучевым, промежуточным и локтевым элементами запястья** (radiale, intermedium, ulnare).
2. Ряд **центральных элементов запястья** (centralia), вклинивающихся между проксимальными элементами и дистальными; первично их было четыре.
3. Ряд **дистальных элементов запястья** (carpalia distalia); каждый из них обычно лежит напротив одного из пястных элементов.

У многих тетрапод элементы запястья редуцируются и срастаются. В большинстве случаев три проксимальных элемента сохраняются. Центральные же элементы почти всегда редуцированы. Даже самые примитивные рептилии никогда не имеют больше двух центральных элементов; у рептилий и млекопитающих сохраняется обычно один-единственный центральный элемент. Существует общая тенденция к утрате в дистальном ряду пятого элемента; происходит это даже тогда, когда пятый палец сохраняется, а с редукцией пальцев обычно происходят и дальнейшие утраты. У рептилий и млекопитающих имеется добавочная маленькая **гороховидная кость** (pisiforme), прикрепленная к наружному краю запястья и служащая местом прикрепления сухожилия мышцы, идущей вдоль этой стороны конечности.

Терминология, применяемая для обозначения элементов запястья у низших тетрапод, относительно проста. К сожалению, в анатомии млекопитающих это не так; каждому элементу давно было дано индивидуальное название, по-прежнему используемое в сравнительных исследованиях (рис. 152); кроме того (что еще более ухудшает положение), в медицинской школе анатомии некоторым из этих элементов присваивались еще и другие названия, непригодные в иных случаях. Ниже мы приводим список этого изобилия терминов (а существуют еще и другие, менее отличающиеся системы) без каких бы то ни было комментариев:

| <i>Общая терминология</i> | <i>Анатомия млекопитающих</i> | <i>Анатомия человека</i>                                   |
|---------------------------|-------------------------------|------------------------------------------------------------|
| Radiale . . . . .         | Scaphoideum                   | Os scaphoideum (naviculare; ладьевидная)                   |
| Intermedium . . . . .     | Lunare (s. semilunare)        | Os lunatum (полулунная)                                    |
| Ulnare . . . . .          | Cuneiforme (клиновидная)      | Os triquetrum (pyramidale; трехгранная)                    |
| Pisiforme . . . . .       | Pisiforme                     | Os pisiforme (гороховидная)                                |
| Centrale . . . . .        | Centrale                      | (Отсутствует)                                              |
| Carpale distale 1 . . .   | Trapezium                     | Os trapezium (multangulum majus, cubiforme; многоугольная) |
| Carpale distale 2 . . .   | Trapezoideum                  | Os trapezoideum (multangulum minus; трапецевидная)         |
| Carpale distale 3 . . .   | Magnum (большая)              | Os capitatum (головчатая)                                  |
| Carpale distale 4 . . .   | Unciforme                     | Os hamatum (uncinatum; крючковидная)                       |

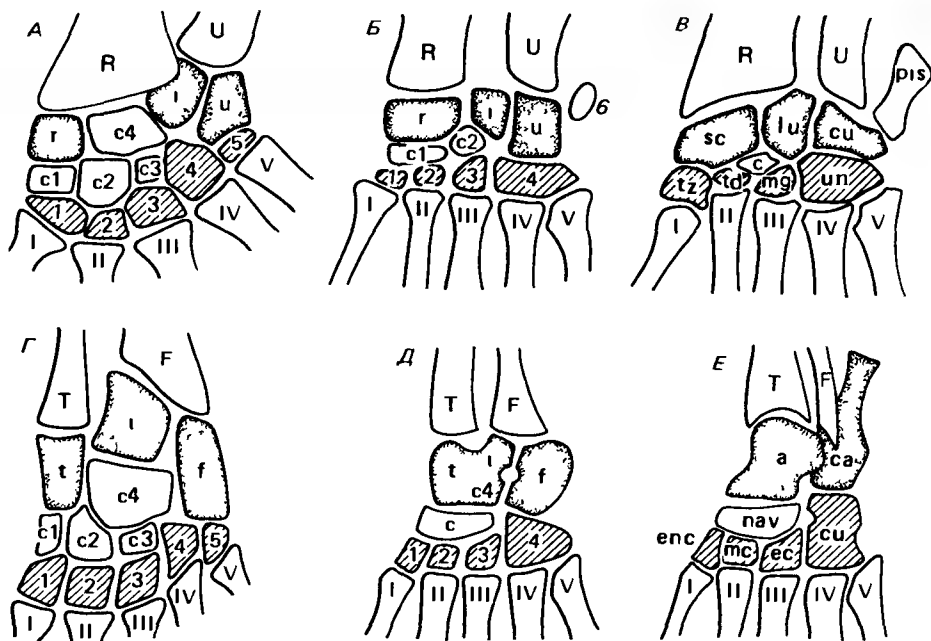
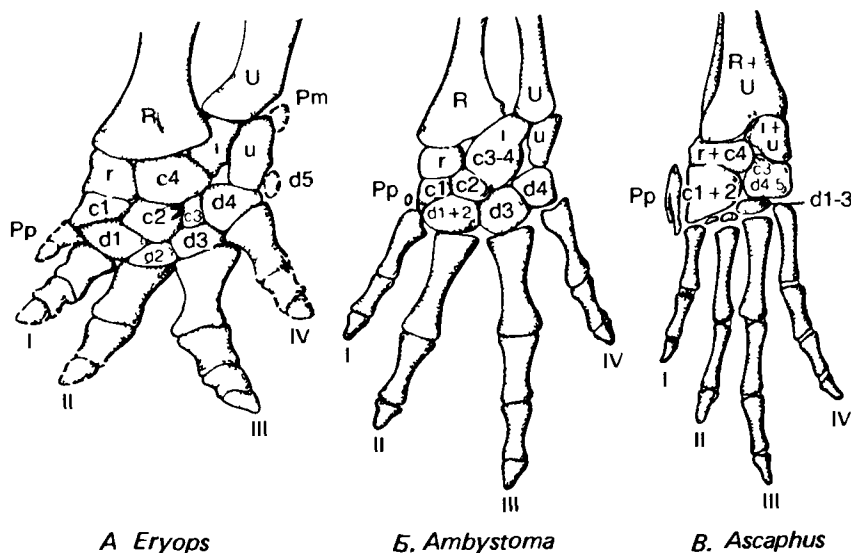


Рис. 152 Схемы запястья (А—В) и предплюсны (Г—Е), иллюстрирующие гомологию основных элементов у примитивных тетрапод (А, Г), примитивных рептилий (Б, Д) и млекопитающих (В, Е). Проксимальный ряд элементов выделен точками, центральный ряд (и гороховидная кость) оставлен белым; дистальный ряд заштрихован. Пальцы обозначены римскими цифрами, а дистальные элементы запястья и предплюсны — арабскими цифрами. с, (с1—с4) — centralia; R — radius; U — ulna; r — radiale; i — intermedium; u — ulnare; 6, pis — pisiforme; sc — scaphoideum; lu — lunare; cu (на В) — cuneiforme в запястье; tz — trapezium; td — trapezoideum; mg — magnum; un — unciforme; T — tibia; F — fibula; t — tibiale; f — fibulare; a — astragalus; ca — calcaneum; enc — entocuneiforme; nav — naviculare; mc — mesocuneiforme; ec — ectocuneiforme; cu (на Е) — cuboideum в предплюсне



А *Eryops*

Б. *Ambystoma*

В. *Ascaphus*

Рис. 153 Левая кисть амфибий раннего лабиринтодонта, хвостатого земноводного и бесхвостого. На А реконструированные элементы изображены штриховыми линиями. У эриопса, по-видимому, имелись все двенадцать элементов, которые, как полагают, исходно составляли запястье; у современных амфибий произошли разного рода сращения элементов. Как и у большинства других амфибий, у изображенных форм развиты четыре пальца, кроме того, все они имеют недоразвитый палец, расположенный преаксиальнее первого, а у эриопса возможно имелся и остаток дополнительного пальца постаксиальнее редуцированного пятого. У амфибий обычное число фаланг в пальце — две или три. c1—c4 — centralia; d1—d5 — carpalia distalia; i — intermedium; Pm — postminimus; Pp — prepollex; R — radius; r — radiale; U — ulna; u — ulnare; I—V — пальцы. (По Gregory, Miner, Noble.)

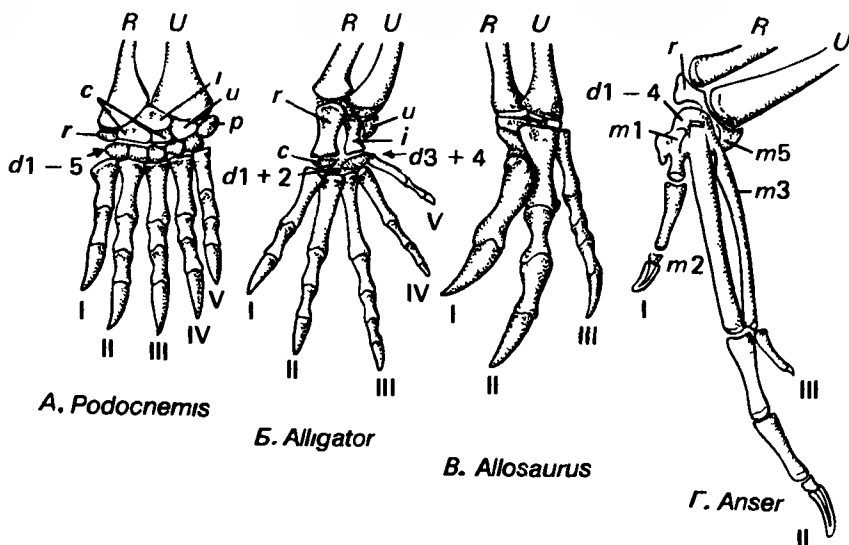


Рис. 154. Кисть черепахи (А), аллигатора (Б), хищного динозавра (В), гуся (Г). Птичья кисть включает сросшиеся элементы только первых трех пальцев; в какой то степени сходное строение наблюдается у некоторых динозавров. *c* — centralia, *p* — pisiforme, *m1*, 3, 5 — metacarpalia; остальные обозначения как на рис 153. (А — по Williston; Б — по Gilmore; Г — по Steiner.)

Дистальнее запястья находятся **пальцы (digiti)**. У каждого пальца имеется проксимальный сегмент, принадлежащий **метаподию (metapodium)** и заключенный в мякоть ладони; в передней конечности эти элементы называются **пястными (metacarpalia)**. У млекопитающих, специализированных в быстром беге, особенно у копытных, может происходить значительное удлинение элементов метаподия сохраняющихся пальцев; тем самым в конечности прибавляется дополнительный функциональный сегмент. Дистальнее метаподия находятся элементы свободных пальцев — **фаланги (phalanges digitorum)**; дистальные, **когтевые фаланги (phalanges unguales)** могут быть сильно видоизменены и нести когти, ногти или копыта.

В предковом плавнике рыб мы не обнаруживаем определенного прототипа сложного строения кисти и стопы. Это означает, что, по-видимому, у самых ранних тетрапод эти отделы имели самое разнообразное строение. К сожалению, однако, в ископаемых остатках они редко сохраняются полностью. Наличие пяти пальцев и на передних, и на задних конечностях является первичным и обычным состоянием для амниот; такое же состояние наблюдается у некоторых из древнейших амфибий. Однако на передних конечностях современных амфибий никогда не бывает более четырех пальцев, и столько же пальцев имелось у многих ископаемых форм.

У ихтиозавров (рис. 149, А) наблюдается широкая изменчивость в числе пальцев в «плавнике»: от трех до восьми продольных рядов дисковидных фаланг. У бипедальных архозавров «руки» освобождались от обязанностей локомоторных органов, поэтому происходило сильное видоизменение кисти (рис. 154, В) с редукцией наружных элементов; у некоторых динозавров оставались лишь два или три внутренних пальца. Летающие рептилии — птерозавры — утратили пятый палец; три внутренних пальца были тонки и снабжены когтями, а четвертый чрезвычайно сильно удлинился и служил опорой для перепонки крыла. Птицы,

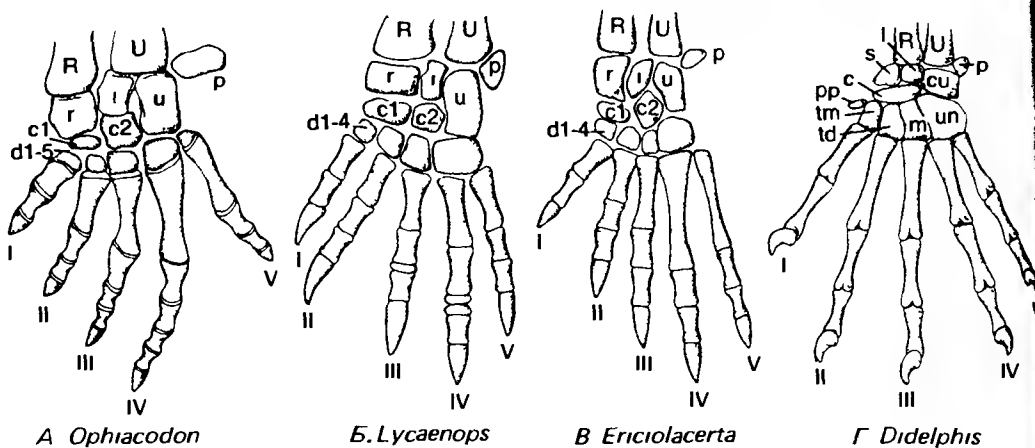


Рис. 155. Эволюция кисти млекопитающих. А Прimitивная рептилия Б Прimitивная терапсида В Продвинутая терапсида. Г Прimitивное млекопитающее (опоссум). В запястье происходит утрата пятого дистального элемента и уменьшение числа центральных с двух до одного; в дистальной части утрачиваются «лишние» фаланги III и IV пальцев cu — cuneiforme; l — lunare; m — magnum; p — pisiforme; s — scaphoideum; td — trapezoideum, tm — trapezium, остальные обозначения как на рис. 153. (Б — по Broom; В — по Watson.)

вероятно, произошли от архозавров, у которых остались лишь три внутренних пальца; эти три пальца сохранились в видоизмененном состоянии в крыле птиц (рис. 154, Г).

Пять пальцев имелось в кисти у предков млекопитающих и обнаруживается у многих современных форм (рис. 155). Многие исследователи считают, что ранние млекопитающие вели более или менее древесный образ жизни и первый палец — в качестве **большого пальца** (pollex) — приобрел способность в той или иной степени противопоставляться остальным, что сделало возможным схватывание, полезное при передвижении по деревьям. Однако вскоре большинство млекопитающих отказалось от древесного образа жизни; этот противопоставленный палец был мало полезен при наземном передвижении, поэтому он часто либо сильно уменьшался, либо утрачивался совсем.

У большого числа различных млекопитающих происходит дальнейшая редукция или видоизменение пальцев. Например, у летучих мышей образуется перепонка крыла, которая в отличие от перепонки у птерозавров, поддерживается всеми пальцами кроме «большого», а кисть китообразных становится до некоторой степени похожей на кисть ихтиозавров (рис. 149, В).

Эволюция кисти у копытных сопровождалась уменьшением и элиминацией пальцев. У большинства копытных «большой» палец утратился рано, и четырехпалая кисть была характерна для таких непохожих форм, как предки лошадей и коров. Однако дальнейшая редукция пошла двумя различными путями, что показано на рис. 156. У некоторых вымерших отрядов млекопитающих в кисти в той или иной степени происходили аналогичные изменения.

**Фаланговая формула** показывает число фаланг в каждом пальце, начиная с внутреннего и кончая наружным. У амфибий число фаланг обычно невелико — по две или три на палец. Однако у примитивных рептилий для кисти установилась формула 2.3.4.5.3. Она сохраняется, мало изменяясь, в самых различных группах рептилий. Таким образом, число фаланг (и длина пальцев) равномерно увели-

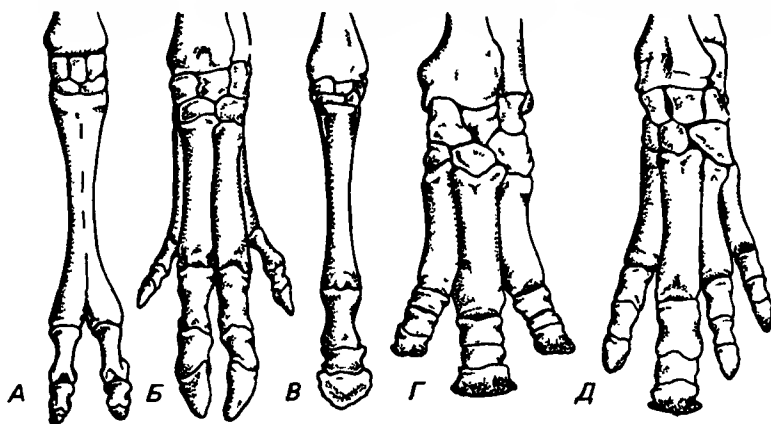
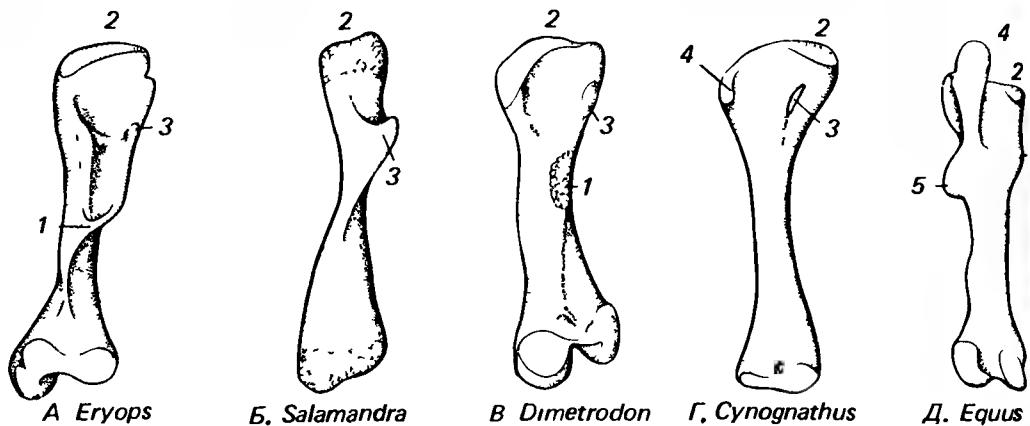


Рис. 156. Левые кисти копытных верблюда (А), свиньи (Б), лошади (В), носорога (Г) и тапира (Д). Верблюд и свинья относятся к парнокопытным, у этих животных ось симметрии проходит между третьим и четвертым пальцами. У свиньи боковые пальцы, II и V, представлены полностью, но малы. У большинства парнокопытных, как и у верблюда, два главных элемента пясти срослись в *os cannon*. Три остальных формы — непарнокопытные, у которых ось проходит через третий палец. У тапира первый палец утрачен, но остальные четыре пальца сохраняются, у современных носорогов пятый палец исчез, у современных лошадей второй и четвертый пальцы редуцированы до состояния грифельных косточек (По Flower)

чивается от первого пальца к четвертому; пятый палец редуцирован в размерах и числе фаланг и, как правило, отклоняется вентрально от остальных четырех, возможно, потому, что при расставленном положении конечностей у примитивных тетрапод кисть, хотя и повернута несколько вперед, ставится на землю под углом. В направлении более поднятого наружного края кисти пальцы должны удлиняться, чтобы получать настоящую опору на грунт; пятый палец отходит только в качестве задней подпорки. У черепах наблюдается редукция фаланговой формулы (рис. 154, А), часто до формулы, характерной для млекопитающих (см. ниже). Вместе с тем у вымерших морских плезиозавров и ихтиозавров число фаланг в каждом пальце сильно увеличилось; каждая отдельная фаланга была, однако, укорочена (рис. 149, А, Б).

Среди зверообразных рептилий ранние формы (рис. 155, А, Б) сохранили обычную формулу рептилий; у продвинутых форм она редуцировалась до 2.3.3.3.3, что является типовой формулой примитивных млекопитающих (рис. 155, В, Г). Одна фаланга была утрачена в третьем пальце и две фаланги в четвертом; у представителей некоторых родов терапсид обнаруживается переходная стадия, когда фаланги, которым предстоит исчезнуть, имеются, но они рудиментарны. Это изменение в формуле, возможно, связано с изменением положения конечности; когда конечность находится в парасагиттальной плоскости, все пальцы одинаково ставятся на землю и следовательно, имеют тенденцию выравниваться по длине. У млекопитающих часто происходит утрата некоторых пальцев, но редко — сокращение числа фаланг в каком бы то ни было из сохраняющихся пальцев. Среди млекопитающих только у китообразных мы находим увеличение числа фаланг вплоть до 13 или 14 в одном пальце; в этом отношении у китов наблюдается параллелизм с вымершими морскими рептилиями (рис. 149, В).

**БЕДРЕННАЯ КОСТЬ** (*femur*; рис. 157). Бедренная кость у примитивных тетра-



15 Ллевые бедренне кости (вид с вентральной стороны). А Примитивная ископаемая амфибия. Б. Хвостатая амфибия; В. Примитивная рептилия. Г. Зверообразная рептилия. Д. Лошадь. Проксимальный конец наверху; дистально расположены сочленовные поверхности для большой берцовой кости. 1 — четвертый вертел, на котором оканчиваются хвостовобедренные мышцы, тянущие бедро назад у многих амфибий и рептилий; 2 — головка; 3 — внутренний вертел примитивных форм, на котором оканчивается гомолог наружной запирающей мышцы млекопитающих, 4 — большой вертел млекопитающих, на котором оканчиваются глубокие ягодичные мышцы; 5 — третий вертел млекопитающих, на котором оканчивается большая ягодичная мышца; 6 — малый вертел, на котором оканчивается подвздошнопоясничная мышца млекопитающих.

под представляет собой по существу цилиндрическую структуру с расширенными концами. На проксимальном конце находится головка, (capitulum), входящая в вертлужную впадину. На вентральной поверхности дистальнее головки находится ниша, или впадина, в которой оканчивается часть короткой вентральной мускулатуры, а у переднего (или внутреннего) края этой впадины у примитивных форм вентрально выступает мощный **внутренний вертел** (trochanter internus) тоже для прикрепления этой вентральной мускулатуры. Вдоль всего стержня вентрально проходит **аддукторный гребень** для прикрепления мощных приводящих мышц бедра. Около проксимального конца этого гребня часто имеется так называемый **четвертый вертел** (trochanter quartus), к которому прикрепляются мощные мышцы, идущие к бедру от хвоста. Дистально бедро расширяется и имеет на обоих боках шероховатости, от которых начинаются мышцы голени; вдоль середины дорсальной поверхности в дистальной части проходит глубокий желоб для сухожилия разгибателей колена, которое тянется к большой берцовой кости. Дистальный конец несет широкую двойную сочленовную поверхность для головки большой берцовой кости и рядом — на заднем (латеральном, постаксиальном) крае бедра — поверхность для приращения малой берцовой кости.

У большинства групп тетрапод бедро слабо изменяется, за исключением головки этой кости, которая обычно становится более или менее сферической структурой, выделенной на стержне. У форм с повернутыми вперед задними конечностями (архозавры, птицы, млекопитающие) головка бедра обращена внутрь, для того чтобы лучше входить в вертлужную впадину, а на верхнем конце стержня может развиваться **большой вертел** (trochanter major) для прикрепления мышц, идущих от подвздошной кости. У млекопитающих внутренний вертел исчезает и почти в том же месте, но для прикрепления других мышц

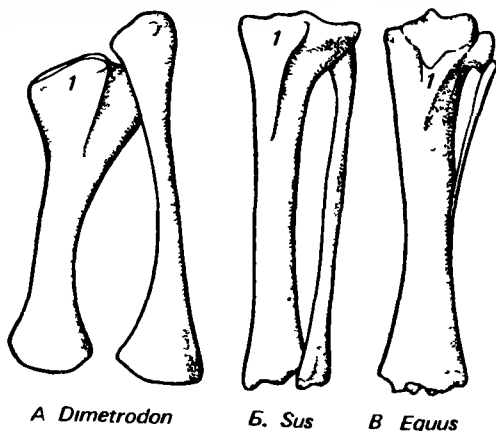


Рис. 158. Левые большая и малая берцовые кости [вид с разгибательной (дорсальной) стороны] А. Примитивная рептилия (пермский пеликозавр) с крупной малой берцовой костью. Б. Свинья, для которой характерно первичное для млекопитающих состояние: малая берцовая кость развита полностью, но тонка. В. Лошадь, служащая примером млекопитающего с редуцированной малой берцовой костью. 1 — кнemiальный гребень.

развивается новый **малый вертел** (trochanter minor). Четвертый вертел отсутствует у млекопитающих, у которых мышцы, когда-то прикреплявшиеся к нему, уменьшились в размерах или исчезли. Аддукторный гребень может сохраняться или принимать вид **шероховатых линий** (linea aspera).

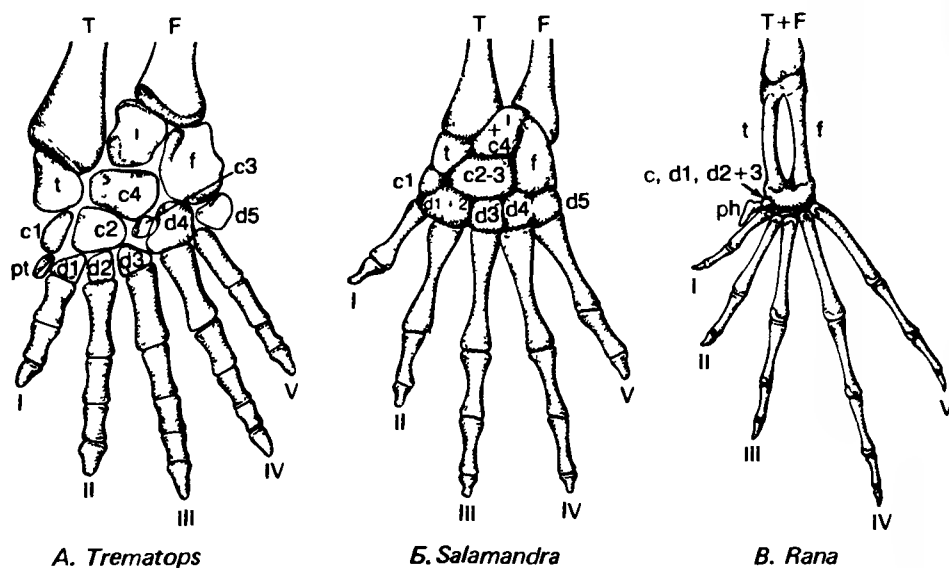
**БОЛЬШАЯ И МАЛАЯ БЕРЦОВЫЕ КОСТИ** (tibia и fibula; рис. 158). Большая берцовая кость, соответствующая лучевой в передней конечности, является главным опорным элементом голени; она всегда хорошо развита, сочленяясь дистально на большом протяжении с внутренней частью предплюсны, а проксимально посредством сильно расширенной треугольной в сечении головки почти со всей вентральной поверхностью дистального конца бедра. Передний край головки несет мощный **кнemiальный гребень** (crista cnemialis), к которому прикрепляется конечное сухожилие крупных разгибателей колена. Первично сухожилие прикреплялось к нему непосредственно. Однако по пути сухожилию приходится круто перегибаться через конец бедра, поэтому у млекопитающих в этом месте обычно развивается **коленная чашка** (patella) — крупная сесамовидная кость, которая ездит поверх коленного сустава и по функциям сравнима с локтевым отростком в передней конечности; сухожилие разгибателей оканчивается на этом окостенении, которое в свою очередь связано с кнemiальным гребнем.

Малая берцовая кость в некоторых отношениях сравнима с локтевой в предплечье; она несет небольшую нагрузку, в связи с чем и подвержена редукции. Поскольку в задней конечности разгибательное сухожилие прикрепляется к большой берцовой кости, малая не образует ничего подобного локтевому отростку. Малая берцовая кость сочленяется проксимально с задней (наружной) стороной конца бедра, а дистально — с наружной частью предплюсны. У многих современных групп малая берцовая кость утратила свое сочленение с бедром; сочленение с предплюсной тоже может сильно редуцироваться или даже утрачиваться. Обычно эта кость сохраняется в качестве тонкого элемента, но иногда происходит срастание ее концов с большой берцовой костью или утрата ее стержня.



**СТОПА** (pes; рис. 152, 159—161). Предплюсневой отдел (tarsus) первично был весьма похож на запястье: в нем имелось такое же число костей, и они были расположены почти так же, как в запястье. Это обстоятельство позволяет в данном случае пользоваться терминологией, аналогичной той, которая применяется для обозначения костей запястья. Три элемента проксимального ряда называются большеберцовым (tibiale), промежуточным (intermedium) и малоберцовым (fibulare) элементами предплюсны. У примитивных форм, как и в кисти, было четыре центральных элемента (centralia) и пять дистальных элементов предплюсны (tarsalia distalia). Как и в запястье, свободные центральные элементы редуцируются до двух у примитивных рептилий и до одного у млекопитающих, а пятый дистальный элемент обычно либо сильно уменьшается, либо исчезает.

Однако в стопе не развивается какого бы то ни было элемента, соответствующего гороховидной кости. Наиболее важные изменения происходят в проксимальном ряду. У рептилий здесь имеются только два элемента, которые часто называют так же, как у млекопитающих — таранной (astragalus) и пяточной (calcaneum) костями. Последняя представляет собой просто малоберцовую кость предплюсны под другим названием. Однако таранная, по-видимому, является продуктом слияния редуцированной большеберцовой кости предплюсны с промежуточной и центральной. Мы уже отмечали, что у примитивных тетрапод стопа была бы направлена вбок от тела, если бы она не развернулась круто вперед

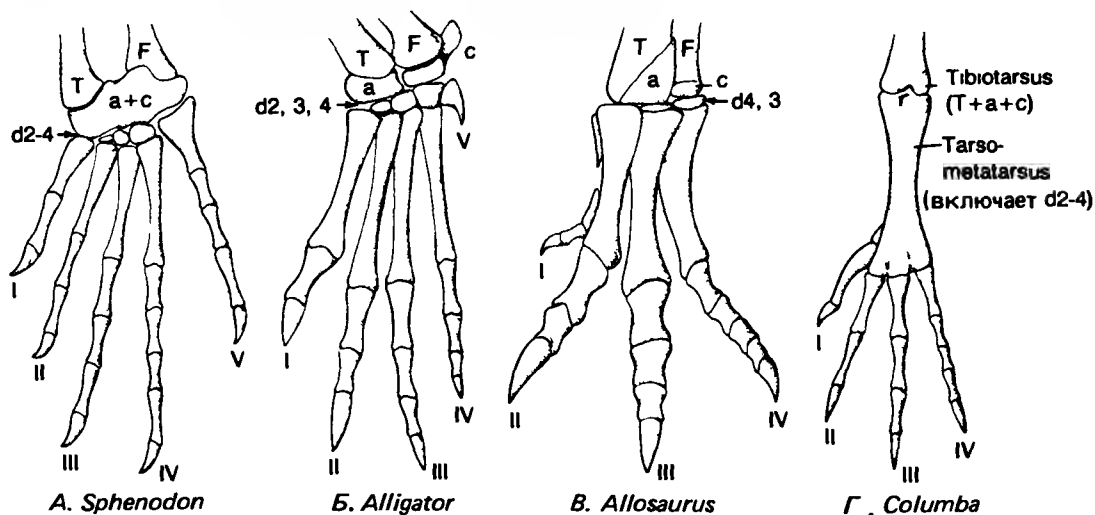


А. *Trematops*

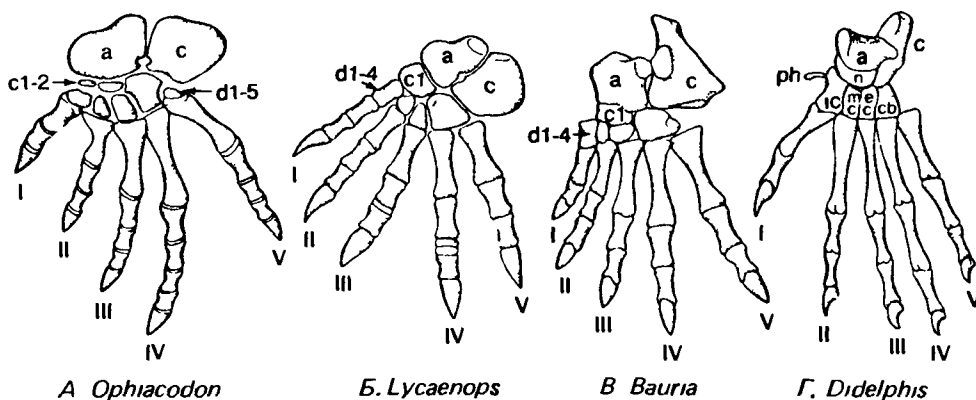
Б. *Salamandra*

В. *Rana*

Рис. 159. Стопа амфибий. А. Ранний лабиринтодонт. Б. Саламандра. В. Лягушка. Предплюсна трематопса включает все элементы, имевшиеся, как полагают, у первых тетрапод, а также дополнительную преаксиальную кость. У хвостатых амфибий произошло срастание некоторых элементов предплюсны. У бесхвостых амфибий большеберцовый и малоберцовый элементы предплюсны сильно удлинлись, в результате чего образовался дополнительный сегмент конечности; судьба остальных костей предплюсны, за исключением нескольких маленьких дистальных элементов, не ясна. В типичном состоянии имеется пять пальцев, тогда как в кисти — четыре; в стопе амфибий число фаланг обычно больше, чем в кисти (ср. с рис. 153). Бесхвостые амфибии имеют предпервый «палец». c, c1—c4 — centralia; d1—d5 — tarsalia distalia; F — fibula; f — fibulare; i — intermedium; ph — prehallux; pt — преаксиальный предплюсневый элемент; T — tibia; t — tibiale. (А — по Schaeffer; Б — по Шмальгаузену; В по Gaupp.)



... Стопа у рептилий и птиц. А. Гаттерия. Б. Аллигатор. В. Хищный динозавр. Г. Голубь. У всех этих форм произошли различного рода редукции и слияния элементов предплюсны; для них была характерна общая тенденция к образованию основного сустава между проксимальными и дистальными элементами предплюсны — интертарзального. У птиц все элементы предплюсны приросли или проксимально — к большой берцовой кости, или дистально — к плюсне. У архозавров, таких, как крокодилы и динозавры, имеется сильная тенденция к утрате пятого пальца, и он исчез у изображенного здесь динозавра и у птиц. За исключением того, что не срослись элементы плюсны, стопа аллозавра вполне похожа на стопу птиц. а — astragalus; с — calcaneum; остальные обозначения — как на рис. 159. (Б — по Williston; В — по Gilmore)



Эволюция стопы млекопитающих. А. Прimitивная рептилия (из ранней перми) Б. Прimitивная терапсида (из поздней перми). В. Продвинувшаяся триасовая зверообразная рептилия. Г. Опоссум. Принципиальные изменения включают развитие блоковидной поверхности на таранной кости млекопитающих, развитие бугра на пяточной кости (на В и Г), утрату двух элементов предплюсны и редукцию числа фаланг (на В переходная стадия). а — Astragalus; с — calcaneum; c1, c2 — centralia, cb — cuboideum; d1—d5 — tarsalia distalia; ec — ectocuneiforme; ic — entocuneiforme, mc — mesocuneiforme; n — naviculare, ph — prehallux (редкий у млекопитающих). (Б и В — по Schaeffer.)

относительно голени. Слияние элементов с образованием таранной кости, вероятно, дает более крепкую опору большой берцовой кости при развернутом положении стопы; у примитивных рептилий между большой берцовой и таранной костями существует свободная подвижность.

У рептилий, как правило, развивается «интертарзальный» сустав, в котором происходит основное движение стопы относительно голени. У крокодилов основное движение стопы относительно голени происходит между таранной и пяточной костями, первая из которых тесно связана с большой берцовой костью, а вторая — со стопой. У динозавров и таранная, и пяточная кости тесно связаны с голенью, а уменьшенные дистальные элементы предплюсны функционально объединены с плюсневыми костями. У птиц произошло настоящее срастание костей, так что мы говорим о *tibiotarsus* как о едином элементе, за которым дистально следует цевка (*tarsometatarsus*); свободные элементы предплюсны совершенно отсутствуют.

У млекопитающих таранная и пяточная кости сильно видоизменены. У таранной развивается головка в виде поверхности вращения с киями, которые входят в соответствующие желобки в дистальном конце большой берцовой кости. Сустав является шарниром, практически полностью исключаящим вращение, но допускающим большой размах разгибания и сгибания. Для парнокопытных характерна таранная кость, у которой нижний конец тоже имеет поверхность вращения с киями, так что при беге возможен чрезвычайно широкий размах переднезадних движений стопы. Пяточная кость у млекопитающих имеет в лучшем случае небольшое сочленение с более проксимальными элементами конечности, но образует мощный пяточный отросток, к которому прикрепляются посредством ахиллова сухожилия икроножные мышцы.

Для обозначения костей предплюсны у млекопитающих как и для обозначения костей запястья существуют, к сожалению, сложные системы названий, которые приводятся ниже:

| <i>Общая терминология</i>                       | <i>Анатомия млекопитающих</i> | <i>Анатомия человека</i>             |
|-------------------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|
| Tibiale + Intermedium +<br>+ Centrale . . . . . | Astragalus                    | Talus (таранная)                     |
| Fibulare . . . . .                              | Calcaneum                     | Calcaneus (Os calcis; пяточная)      |
| Centrale . . . . .                              | Naviculare                    | Os naviculare pedis (ладьевидная)    |
| Tarsale distale 1 . . . .                       | Entocuneiforme                | Os cuneiforme mediale (primum)       |
| Tarsale distale 2 . . . .                       | Mesocuneiforme                | Os cuneiforme intermedium (secundum) |
| Tarsale distale 3 . . . .                       | Ectocuneiforme                | Os cuneiforme laterale (tertium)     |
| Tarsale distale 4 . . . .                       | Cuboideum                     | Os cuboideum (кубовидная)            |

Описание, приведенное для пальцев кисти, в общем приложимо и для пальцев стопы, но проксимальные элементы, естественно, называются **плюсневыми** (*metatarsalia*), а не пястными. Фаланговая формула стопы у амфибий и рептилий часто вполне соответствует формуле кисти, правда, у рептилий в последнем пальце стопы обычно имеется четвертая фаланга. У бипедальных архозавров в связи со специализацией в беге часто наблюдалось удлинение элементов плюсны, как и у копытных млекопитающих. Кроме того, у этих рептилий происходила редукция числа пальцев; отклоненный пятый палец часто исчезал, а **первый палец** (*hallux*) разворачивался назад и служил подпоркой для стопы. У более

продвинутых бипедальных форм остались три направленных вперед пальца — второй, третий и четвертый, причем второй и четвертый симметрично располагались относительно третьего, самого длинного. Несмотря на то, что соотношения их длин изменились, число фаланг осталось прежним; второй и четвертый пальцы, будучи примерно равными по длине, имели соответственно три и пять фаланг; средний (третий) палец — четыре. Птицы как потомки бипедальных архозавров, имеют в точности такое же строение пальцев; таким образом, неудивительно, что когда впервые были обнаружены отпечатки лап динозавров, их приняли за отпечатки лап гигантских птиц<sup>1</sup>.

У млекопитающих эволюция стопы похожа на эволюцию кисти. У лошадей и их родичей редукция пальцев происходила быстрее в задней конечности, чем в передней; самые ранние известные ископаемые лошади уже достигли функционально трехпалой стадии.

### ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

Между жаберными отверстиями у низших позвоночных находится ряд хрящевых или костных дуг, которые помогают поддерживать и двигать жабры. Эти дуги являются основными компонентами набора структур, называемого **висцеральным скелетом**. Если не считать бесчелюстных форм, то элементы висцеральной системы никогда не составляют сколько-нибудь значительную долю скелетных образований тела; однако, они замечательны своим непостоянством — масштабом преобразований формы и функции в ходе исторического развития позвоночных. Первично они, естественно, просто поддерживали жабры. Но на заре эволюции рыб они сыграли главную роль в образовании челюстей; и хотя жабры как таковые у амниот исчезли, устойчиво сохраняющиеся висцеральные скелетные элементы можно найти даже у млекопитающих в самых различных образованиях, например в черепе, среднем ухе и гортани.

Выделение этих обычно малозаметных структур в особую категорию, отличающуюся от всех других эндоскелетных элементов, может показаться неоправданным. Однако при более внимательном рассмотрении такое разграничение представляется хорошо обоснованным. Жаберная область, или глотка, у наземных позвоночных имеет сравнительно небольшое значение; но чем примитивнее хордовые, тем сильнее выражена эта область, тем большее значение она имеет и тем более она обособлена во всех отношениях. По характеру мышц и иннервации жаберная область изначально сильно отличается от любой другой части тела; ее скелет также является единственным в своем роде.

Другие эндоскелетные образования находятся в «наружной трубке» тела, т. е. относятся к «соматическому животному»; структуры, принадлежащие жаберной области, лежат в стенках кишки (по крайней мере у всех челюстноротых позвоночных, а у бесчелюстных ситуация не ясна), т. е. являются истинно висцеральными по положению. Кроме того, они имеют необычное эмбриональное происхождение. Висцеральные хрящи образуются из мезенхимы, но мезенхимы не мезодермального, а эктодермального происхождения (рис. 162). Некоторые из относящихся к голове клеток нервного гребня (т. 1, с. 148) мигрируют вниз

<sup>1</sup> К сожалению, однако, те динозавры, у которых конечность больше всего похожа на птичью, включены в подотряд Theropoda — что означает *звероногие*.

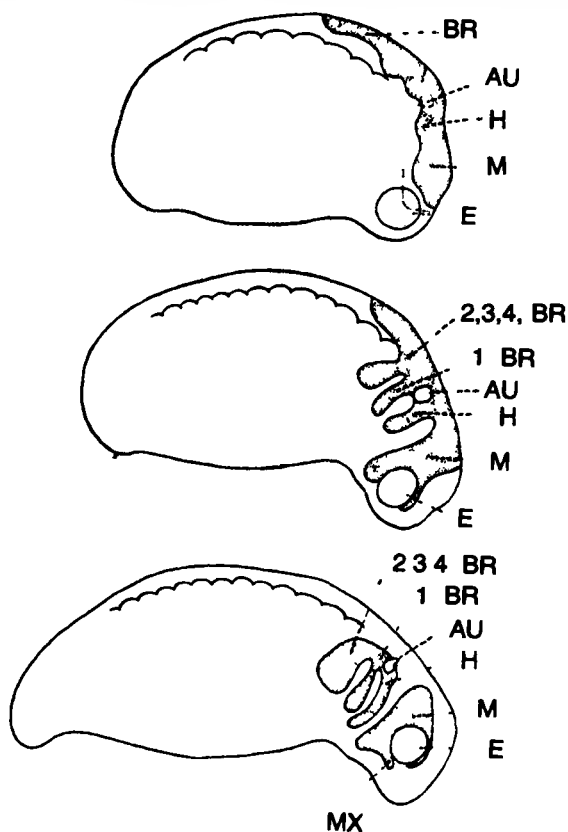


Рис. 6. Зародыши саламандры на разных стадиях развития (вид сбоку). Показано, как нервный гребень (выделен точками) разрастается вниз и формирует части висцерального скелета в области головы и глотки: AU — слуховая капсула, E — глаз; MX, M, H, BR — соответственно нижние выросты нервного гребня в области верхней и нижней челюстей, гиоидной и жаберных дуг (2-й—4-й и 1-й) (Из Stone L. S., J. Exp. Zool., 44: 95—131, 1926).

и внутрь, образуя мезенхимную ткань, похожую на мезенхиму, происходящую в других местах из мезодермы; из этой мезенхимной ткани, называемой иногда мезэктодермой, в конце концов формируются элементы жаберных дуг и их производные.

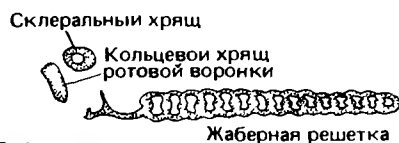
Долго считалось, что происхождение из материала нервного гребня отличает висцеральный скелет от соматического, однако результаты более поздних исследований показали, что мезэктодерма также вовлечена в формирование большей части, а возможно, даже и всех покровных костей и некоторой части осевого скелета головы. К сожалению, вопрос этот изучался на небольшом числе форм, и более старые представления в значительной степени основываются на данных по амфибиям, а более новые — на данных по птицам<sup>1</sup>.

**СКЕЛЕТ ЖАБЕР** У миног (рис. 121, 163, А) некоторые элементы жаберного скелета сильно специализированы для поддержания скребущего «языка», который появился у этих полупаразитических форм в качестве заменителя челюстей. Остальная часть их висцерального скелета образует нерасчлененную решетку, окружающую жаберную область и соединяющуюся с мозговой коробкой. Таким образом, у миног и, по-видимому, у щитковых висцеральный скелет лежит непосредственно под кожей латеральнее собственно жабер; у челюстноротых позвоночных он находится глубже жабер. У цефаласпидоморфных щитковых,

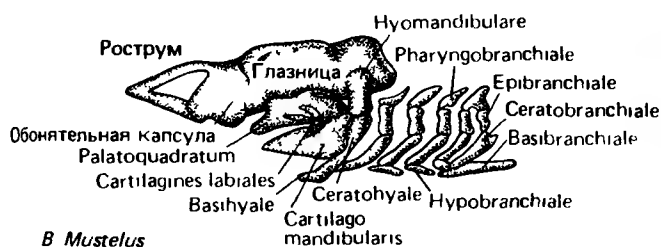
<sup>1</sup> Давно известно, что даже у амфибий часть мозговой коробки, а именно трабекулы, развивается из нервного гребня, отсюда было сделано достаточно логичное предположение, что трабекулы входили в состав скелета глотки и довольно рано в истории позвоночных включились в череп.



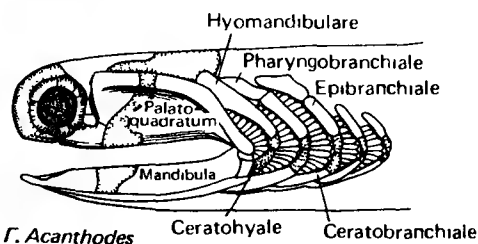
А *Petromyzon*



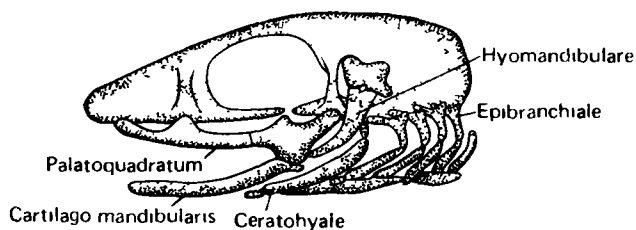
Б *Jamoytus*



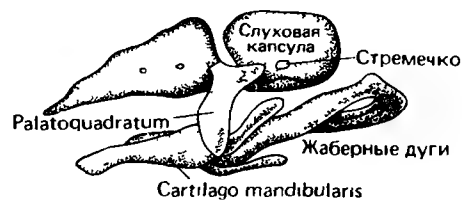
В *Mustelus*



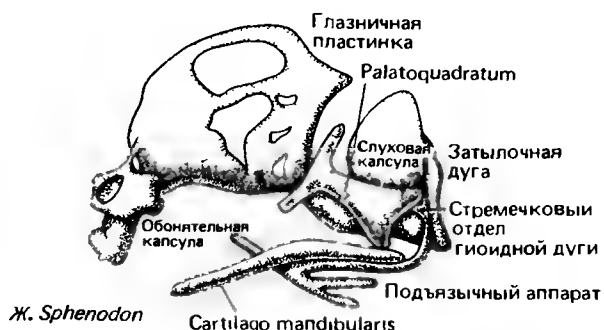
Г *Acanthodes*



Д Костистая рыба



Е *Ambystoma*



Ж *Sphenodon*



З *Homo*

Висцеральный скелет и мозговая коробка у характерных представителей позвоночных. А—Г. Взрослые формы. Д—З. Зародыши. Хрящ показан точками, а кость оставлена белой. А. Минога, имеющая своеобразные мозговую коробку и связанные с ней хрящи, трудно сопоставимые с аналогичными структурами у других групп; жаберная решетка спереди сращена с мозговой коробкой. Б. Бесщитковое (одно из вымерших щитковых), имеющее жаберную решетку, до некоторой степени похожую на решетку миноги; мозговая коробка не сохранилась. В. Современная акула с гиостилической подвеской челюстей. Г. Палеозойский акантодий — очень примитивная костная рыба; в рисунок включены склеральные пластинки в глазнице и тонкая покровная кость под мандибулой. Д. Зародыш костистой рыбы (довольно схематично); во взрослом состоянии почти весь висцеральный скелет, как и мозговая коробка, был бы закован в покровные кости. Е. Хвостатое земноводное; небно-квадратный элемент редуцирован, а жаберные дуги редуцированы даже у зародыша или личинки. Ж. Представитель рептилий — гаттерия; мозговая коробка сформирована не полностью (ср. ящерицу на рис. 132, Г), а гиоидная и жаберные дуги редуцированы до состояния подъязычного аппарата и хрящевого стремени. З. Плод человека; мозговая коробка образована только снизу и спереди от мозга; небно-квадратный элемент редуцирован до состояния крылоклиновидного элемента и наковальни (= квадратный элемент); нижнечелюстной (меккелев) хрящ редуцирован его проксимальная часть во взрослом состоянии становится молоточком; другие висцеральные элементы представлены гиоидом (подъязычным хрящем) и шиловидным отростком черепа, стремени и хрящами гортани и трахеи. (А и В — по Goodrich; Б — по Ritchie; Г — по Watson; Д — по Daget; Е — по Horstadius, Sellman; Ж — по Howes, Swinnerton; З — по Gaupp, Macklin.)

судя по сохранившимся остаткам, скелет жаберных мешков слит с остальным скелетом «черепа» (см. рис. 20, А). Это позволяет предположить, что у предков позвоночных части жаберного скелета были, вероятно, не обособленными элементами, а сливались друг с другом и с мозговой коробкой. У других щитковых (некоторых *Anaspida*; см. рис. 163, Б) висцеральный скелет более похож на висцеральный скелет современных миног. Наши знания еще слишком скудны, чтобы с уверенностью судить об истинном строении предков (мы ничего не знаем о висцеральном скелете разнощитковых — самых древних из известных пока позвоночных); что же касается всех челюстноротых, то их жаберный скелет состоит (за исключением случаев вторичного срастания) из многочисленных отдельных подвижных элементов.

Жаберный скелет у рыб состоит из членистых дуг в стенках глотки между следующими друг за другом жаберными щелями. Эти висцеральные дуги расположены сериально, как и сами жаберные отверстия, мышцы и нервы жаберной области. Однако, несмотря на многие попытки, никаких данных, свидетельствующих о том, что эта сегментация каким-либо образом связана с сегментацией имеющей место в других частях тела и основанной на сегментации мезодермальных сомитов, а не энтодермальных жаберных карманов, получено не было (см. т. 2, с. 275—278).

Каждая типичная жаберная дуга рыб (рис. 163, В — Д; 164, А; 213) с каждой стороны включает главный дорсальный и главный вентральный элементы, которые отклонены несколько вперед от места их сочленения. Дорсальные элементы называют **верхнежаберными** (*epibranchialia*), вентральные — **рожково-жаберными** (*ceratobranchialia*). Обычно на верхних концах нормальных дуг имеются **глоточно-жаберные элементы** (*pharyngobranchialia*), повернутые над глоткой в медиальном направлении. Внизу весь жаберный аппарат связан воедино элементами, которые тянутся в дуге вниз, вперед и внутрь, к средней линии; здесь наблюдается большое разнообразие, но часто имеются короткие парные **поджаберные элементы** (*hypobranchialia*), расположенные непосредственно ниже рожково-жаберных, и срединные непарные вентральные элементы — **копулы** (*copulae* s. *basibranchialia*). Жаберные дуги обычно несут на своей внутренней стороне **жаберные тычинки**, а на своей наружной стороне — ряд **жаберных лучей** (*radii branchiales*), которые укрепляют жаберную перегородку и тем самым жабру (рис. 251). У костных рыб для элементов жаберных дуг (на их обращенной в сторону глотки стороне) типично наличие покровных костей, несущих зубы. Для большинства рыб помимо специализированных челюстной и гиоидной дуг, которые мы сейчас рассмотрим, характерно наличие пяти типичных жаберных дуг; некоторые акулы, однако, имеют шесть или даже семь таких дуг.

**ОБРАЗОВАНИЕ ЧЕЛЮСТЕЙ.** Крупнейшим шагом в истории позвоночных было, по-видимому, образование челюстей и последовавшая революция в образе жизни первых рыб. В этом процессе висцеральный скелет играл ведущую роль, так как преобразованные жаберные дуги являются основными компонентами челюстей и составляют действительно весь скелет челюстей у хрящевых рыб.

У акул (где покровные кости не усложняют дело) и верхняя, и нижняя челюсти сформированы исключительно из парных хрящей, которые, видимо, представляют собой преобразованные жаберные элементы (рис. 163, В; 166). Верхняя челюсть акул, идущая спереди назад непосредственно под мозговой коробкой, — это **нёбноквадратный хрящ** (*palatoquadratum* s. *pterygoquadratum*); он сопоставим

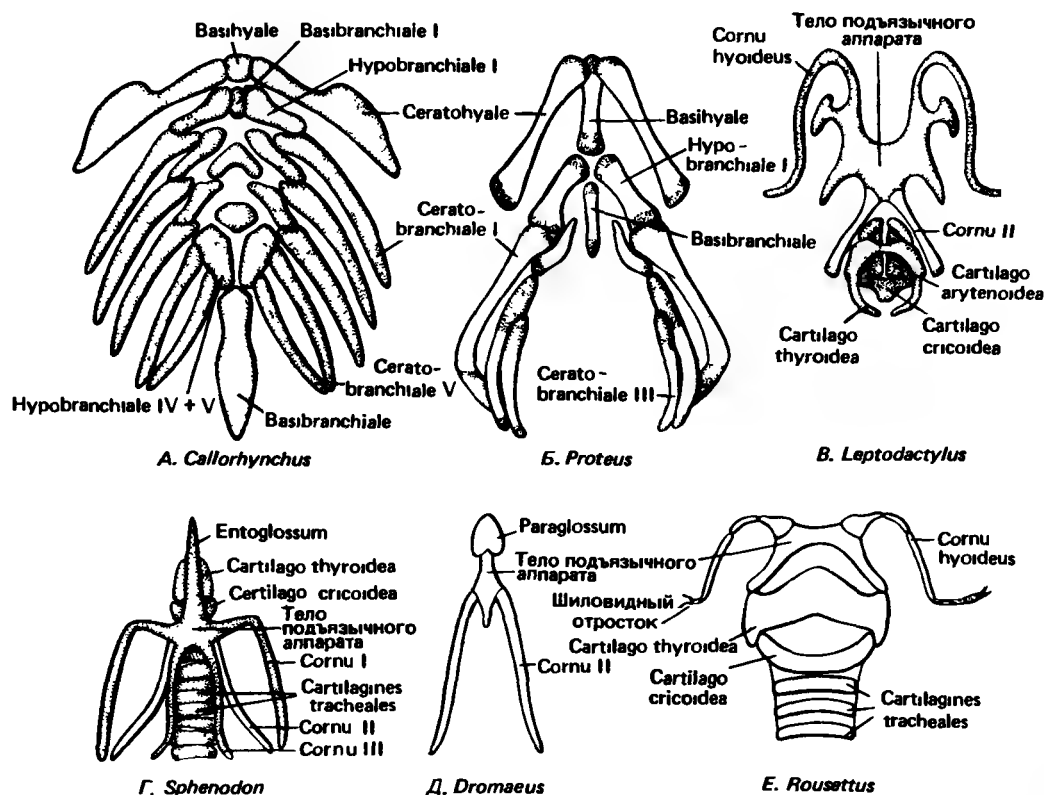
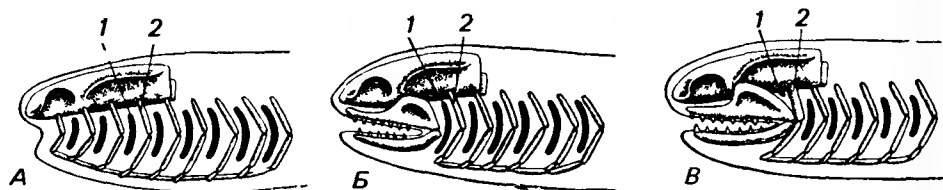


рис. 1. Жаберные дуги и их производные у тетрапод с вентральной стороны. А. Химера. Б. Обитающая в воде хвостатая амфибия. В. Бесхвостая амфибия. Г. Рептилия. Д. Эму. Е. Летучая мышь. На А дорсальные элементы дуг не показаны. На В, Г и Е показаны хрящи гортани. Entoglossum на Г — это передний поддерживающий язык вырост тела подъязычного аппарата; paraglossum на Д — рудимент пары ceratohyalia.

с эпибранхиальным элементом нормальной жаберной дуги. Сзади он сочленяется с нижней челюстью (cartilago mandibularis), происходящей, вероятно, из рожково-жаберного элемента той же самой дуги, из которой происходит и верхняя челюсть. Представляется, что в процессе эволюции челюстей пара жаберных дуг, лежащая в области расширявшейся ротовой полости, вооружилась зубами и увеличилась, чтобы работать в новом качестве — в качестве кусающего аппарата (рис. 165). Возможно, что висцеральная дуга, которая превратилась в челюсти у предкового челюстноротого, была не самой передней из имевшихся у бесчелюстного предка; скорее всего одна или две самые передние дуги были утрачены в ходе расширения рта. Высказывалось мнение, что маленькие губные хрящи (cartilagines labiales), располагающиеся в углу рта у акул (рис. 166), представляют такие дуги, хотя это и вызывает определенные сомнения; более вероятно, что единственным остатком этих дуг являются трабекулы. К сожалению, мы не располагаем данными, позволяющими судить о переходных стадиях в образовании челюстей; действительно ни одно из известных бесчелюстных животных не имеет висцеральных дуг, лежащих в стенке глотки, как у всех челюстноротых позвоночных.

У других форм, не принадлежащих к хрящевым рыбам, в усложненных верхней и нижней челюстях присутствуют также покровные элементы, и роль висцеральных элементов в формировании челюстей очень незначительна. Однако челюст-

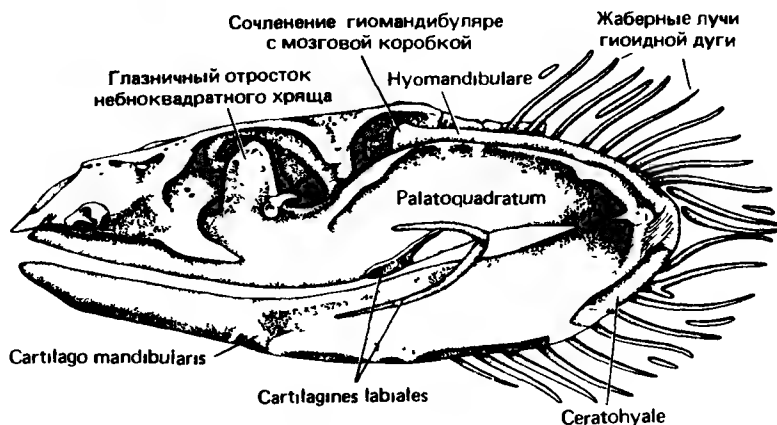




Схемы, показывающие эволюцию челюстной и подъязычной дуг. Жаберные щели показаны черным цветом. 1 — брызгальце; 2 — гиомандибуляре. А. Исходно бесчелюстное состояние. Б. Из пары жаберных дуг образовались челюсти (в ходе этого процесса возможно были утрачены две более передние дуги и щели); брызгальце является обычной жаберной щелью, и гиомандибуляре не специализировано. В. Состояние, наблюдаемое у примитивных рыб; гиомандибуляре стало поддерживать челюсть и лежащая в промежутке жаберная щель редуцировалась до состояния брызгальца в собственном смысле. И А, и Б по существу представляют гипотетические стадии

ной сустав устойчиво сохраняет свое положение между верхним и нижним висцеральными элементами во всех группах, кроме млекопитающих, у которых (как показано ниже) образование челюстей и нёба полностью приняли на себя покровные элементы. Тем не менее даже у млекопитающих сохраняются остатки висцеральных челюстных элементов, хотя эти элементы весьма любопытным способом преобразованы в слуховые косточки и один из компонентов стенки черепа.

**ПОДВЕСКА ЧЕЛЮСТЕЙ** У большинства рыб (рис. 165, В; 166) вторая, или подъязычная (гиоидная) дуга, лежащая позади первого жаберного отверстия (брызгальца), специализирована для поддержания челюстей. Вентральная часть этой дуги сохраняет нормальное строение, т. е. в ней имеются парный главный элемент, называемый гиоидом или рожково-подъязычным элементом (*hyoideum s. ceratohyale*), и обычно меньшее по размеру непарное базигиале (*basihyale*). В верхней части этой дуги эпибранхиальный сегмент часто имеет большой размер и называется гиомандибуляре (*hyomandibulare*). Он прикреплен верхним концом к слуховому отделу мозговой коробки; нижний его конец тянется к области челюстного сустава и прикреплен связками к челюстям. Тем самым он образует для челюстей надежную опору, связывая их с мозговой коробкой. У тетрапод, у которых разрастание покровных костей приводит к объединению компонентов черепа, верхняя челюсть и элементы нёба достаточно хорошо прикреплены к ос-



Скелет головы акулы *Chlamydoselachus* — мозговая коробка, челюсти, подъязычная дуга (По Allis.)

тальному черепу и без помощи гиомандибуляре. У этих животных гиомандибуляре преобразовалось в слуховую кость — стремя (stapes); эволюция стремени будет рассмотрена в разделе, посвященном органу слуха.

Функция гиомандибуляре дает повод затронуть общую проблему подвески челюстей к черепу у рыб. Если — как это имеет место у большинства современных рыб — верхняя челюсть не имеет прямой связи с мозговой коробкой (кроме как далеко спереди) и челюстной сустав поддерживается исключительно при помощи гиомандибуляре (за счет чего может расширяться зев), то конструкция называется **гиостилической**. Однако у некоторых акул подвеска осуществляется и через гиомандибуляре, и через прямое сочленение верхней челюсти с мозговой коробкой — это **амфистилическая** конструкция. Конструкция, в которой гиомандибуляре не несет функции посредника и верхняя челюсть всецело ответственна за свою собственную подвеску, называется **аутостилической** (рис. 165, Б). Теоретически предковое челюстноротое было аутостилическим, и небноквадратный элемент подвижно причленялся к мозговой коробке. Правда, этот теоретический предок до сих пор не обнаружен среди ископаемых находок (о чем говорилось ранее, см. т. 1, с. 61—62), и единственными известными аутостилическими рыбами являются специализированные химеры (см. рис. 134) и двоякодышащие, у которых аутостилическое состояние связано с тем, что верхняя челюсть сама крепко приращена к мозговой коробке. Для всех тетрапод, естественно, характерна аутостилическая конструкция в широком смысле этого термина, потому что у них гиомандибуляре никогда не служит в качестве подвески для челюстей.

**ПРОИЗВОДНЫЕ ЖАБЕРНЫХ ДУГ У ТЕТРАПОД** (рис. 163, Е—З; 164, Б—Е). У личинок амфибий жаберы функционируют и поэтому у них сохраняются хорошо развитые жаберные дуги. Однако уже здесь имеется некоторая тенденция к редукции, поскольку у этих животных никогда не бывает более четырех дуг позади гиоидной (у обычных рыб их пять), и они часто являются цельными, не имея четкого подразделения на ряд дорсальных и вентральных элементов, характерных для их предков рыб.

У прошедших метаморфоз амфибий и у амниот функционирующие жаберы полностью утрачены; висцеральные дуги тем не менее сохраняются (вдобавок к челюстям и слуховым косточкам) в качестве двух наборов элементов, формирующихся в связи с новообразованиями тетрапод в прежней жаберной области. а) На дне ротовой полости, где когда-то лежали более передние и вентральные части висцеральных дуг, возникает язык, в типичном виде не свойственный рыбам; редуцированные и преобразованные остатки передних жаберных дуг служат в качестве подъязычного аппарата для опоры языка. б) С увеличением значения легких около гортани и трахеи, которые образуют вход в легкие, развиваются скелетные образования, происходящие из более задней части висцерального скелета, или связанные с ней. Этими образованиями являются скелет гортани («адамово яблоко» человека) и кольцевидные хрящи трахеи.

**Подъязычный аппарат** тетрапод в типичном случае включает основное тело (corpus), образованное из одного или большего числа срединных вентральных элементов дуг (corulae s. basibranchialia), и тянущиеся наружу и вверх рожки (cornua), состоящие из остатков гиоидной дуги и одной-трех жаберных дуг. Тело подъязычного аппарата расположено в дне глотки у основания языка вентральнее переднего конца трахеи. У некоторых рептилий и птиц тело подъязычно-

го аппарата образует длинный передний отросток для лучшей опоры языка. Рожки тянутся вверх с обеих сторон трахеи и, хотя наиболее передние — «главные» — рожки представляют лишь нижнюю половину прежней гиоидной дуги (верхняя часть образует стремя), они могут тем не менее приобретать слабое вторичное соединение со слуховым отделом черепа — или прямое, или через связки. Взрослые амфибии и рептилии часто имеют несколько пар рожков; птицы, как правило, имеют одну пару; для млекопитающих характерно наличие двух пар, представляющих собой части гиоидной и первой жаберной дуг. У млекопитающих могут встречаться дополнительные окостенения в тонком отростке гиоидного рожка, достигающемся наверху до слухового отдела, и у некоторых млекопитающих, в том числе и у человека, этот дорсальный конец рожка может прирастать к черепу в качестве **шиловидного отростка** (*processus styloideus*).

Но подъязычный аппарат является у тетрапод лишь одним из производных жаберного скелета рыб; кроме него развились еще и скелетные образования поддерживающие трахею. Сразу за входом в трахею — гортанной щелью — у тетрапод обычно развивается расширение этой трубки — **гортань** (*larynx*) (см. гл. 11). Основание подъязычного аппарата обычно тесно соседствует с передним концом дна этого расширения; специальные хрящи — по крайней мере часть из которых, вероятно, является видоизмененными старыми скелетными структурами, — как правило, образуют сложный скелет гортани. При полном развитии он включает непарные **щитовидный** (*cartilago thyroidea*)<sup>1</sup> и **перстневидный** (*cartilago cricoidea*) хрящи, выстроившиеся вентрально позади тела подъязычного аппарата, и парные **черпаловидные** (*cartilagines arytenoideae*) — дорсально; эти хрящи могут окостеневать. У хвостатых амфибий развиты только черпаловидные хрящи; у бесхвостых имеется и перстневидный. Щитовидный присущ только млекопитающим. У них же в складке, закрывающей отверстие в трахею (гортанную щель) находится **надгортанник** (*epiglottis*). У некоторых рептилий в этом месте тоже может располагаться хрящ. У большинства тетрапод трахея, идущая от гортани назад бывает укреплена кольцевидными **трахеальными хрящами** (*cartilagines tracheales*); они также могут окостеневать. Эти последние структуры нелегко сопоставить с какими-либо конкретными элементами, имеющимися у рыб, но их вполне можно считать новообразованиями висцеральной скелетной системы.

<sup>1</sup> Название отражает форму хряща, как и в случае одноименной железы, тоже лежащей в области горла; однако соседство этих одноименных органов является чистым совпадением.

## Глава 8

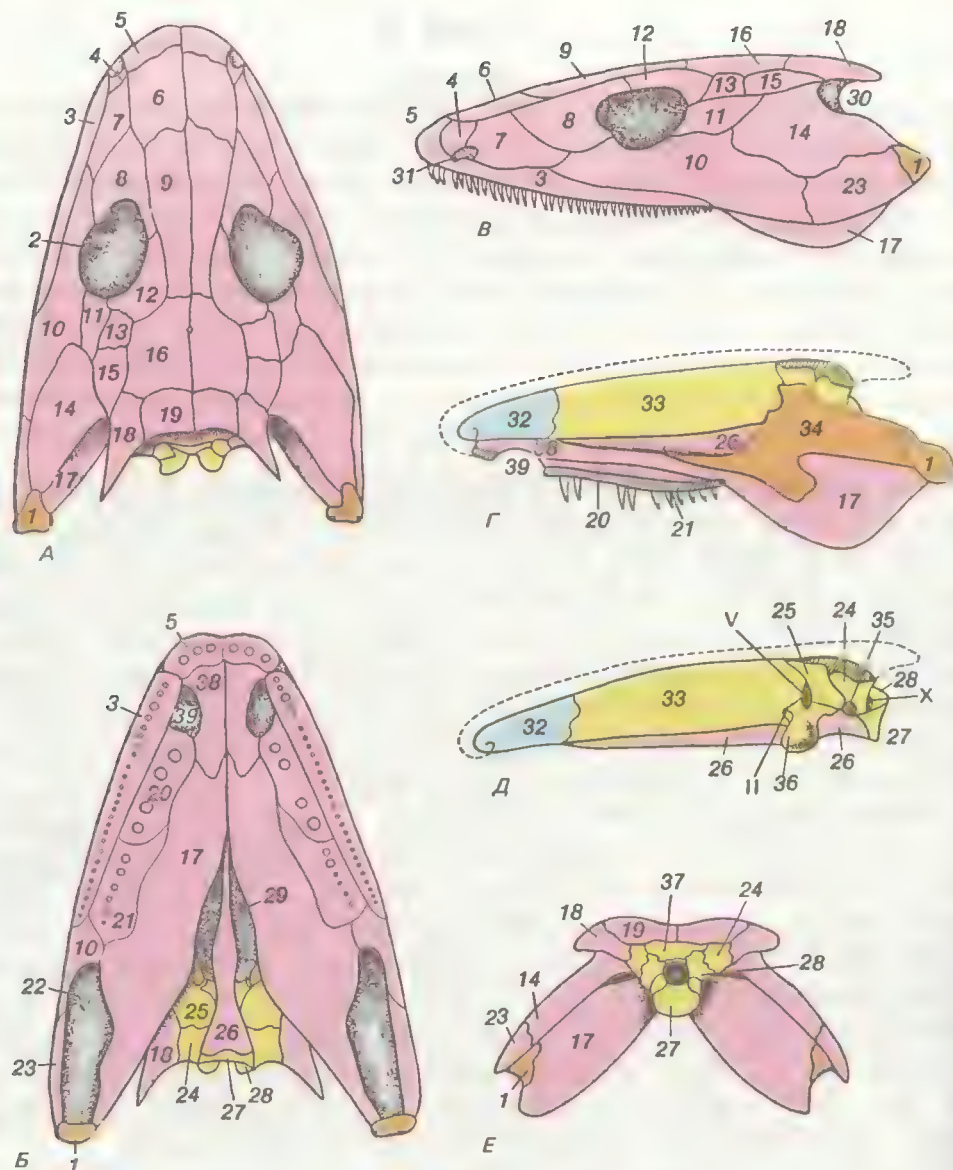
### ЧЕРЕП

Термин «череп» используется в нескольких значениях. В широком смысле он означает любой тип скелета головы. Следовательно, можно считать, что череп акулы состоит из мозговой коробки и отдельных висцеральных дуг. Но обычно этот термин имеет несколько иное значение, которым мы здесь и будем пользоваться. Хорошо знакомый всем череп от костных рыб до млекопитающих всегда является единой структурой, в которой мозговая коробка и эндоскелетные верхние челюсти соединены серией покровных (кожных) костей; нижняя челюсть в него не входит.

У древних бесчелюстных и вымерших панцирных рыб, по всей вероятности, скелет головы был смешанного происхождения и включал как покровные, так и эндоскелетные элементы, сросшиеся между собой; следовательно, его можно считать черепом в привычном нам смысле. Но у большинства из них эти структуры, видимо, имели абберрантное строение, которое, кроме того, изучено слишком неполно, чтобы рассматривать их здесь в деталях. У этих древних форм жаберная область часто включалась в череп наряду с собственно скелетом головы. У высокоразвитых костных рыб и всех тетрапод череп хорошо оформлен и имеет много черт, общих для всех этих групп. Тем не менее трудно дать обобщенное его описание, охватывающее все случаи. Задача еще более осложняется тем, что сильное видоизменение и специализация большинства ныне живущих групп маскируют реальную картину их филогенеза.

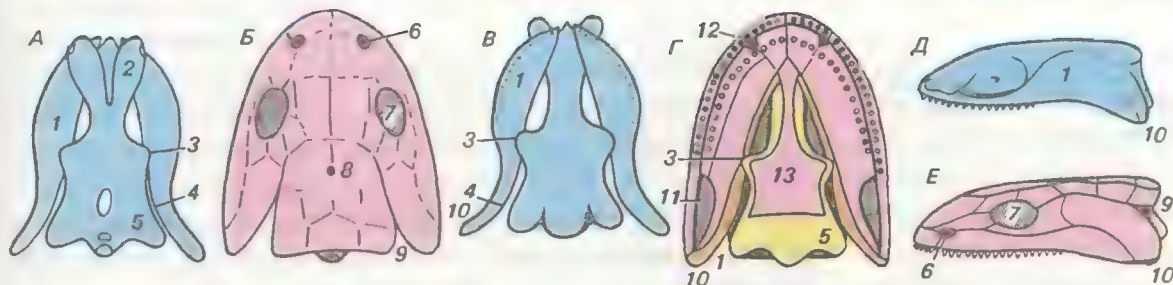
При изучении анатомии мягких тканей мы вынуждены мириться с полным отсутствием данных по предковым структурам, из которых развились органы современных животных. В лучшем случае мы можем строить более или менее обоснованные догадки о строении этих органов у предков, вымерших многие миллионы или даже сотни миллионов лет назад. Зато историю скелета часто удастся проследить по окаменелым костям. В частности, мы имеем достаточно полное представление о строении черепа древних амфибий — лабиринтодонтов; на базе такой конструкции формировались и черепа всех последующих тетрапод. Кроме того, хотя история костных рыб ясна не полностью, у высших их представителей, особенно ископаемых кистеперых, и древних амфибий черепа не слишком сильно различаются. Поэтому мы предлагаем достаточно полный обзор этого «центрального» типа черепа, характерного для ранних амфибий, а затем обсудим основные его модификации, наблюдаемые в различных группах рыб и тетрапод. Примером такой обобщенной модели служит изображенный на рис. 167 череп карбонового эмболомерного лабиринтодонта.

**КОМПОНЕНТЫ ЧЕРЕПА.** Чтобы облегчить насколько это возможно рассмотрение сложного строения черепа, лучше всего разделить его на компоненты (рис. 168). Он включает в себя покровные кости и хрящи или их костные производные как



**Рис. 167.** Череп предкового наземного позвоночного; схема составлена в основном по карбонному лабиринтодонту *Palaeoherpeton*. А. Вид черепа сверху. Б. Вид с боку. В. Вид сбоку при удаленной покровной крыше черепа (ее контур показан штриховой линией); видны кости нёба — покровные и эндоскелетные — с левой стороны; глубже них находится мозговая коробка. Заштрихованный нижний участок — это поверхность шва костей нёба и верхнечелюстной кости. Д. Вид мозговой коробки сбоку. Е. Череп сзади. Покровные кости обозначены розовым цветом; замещающие кости нёба — оранжевым; замещающие кости мозговой коробки — желтым; хрящ — голубым. (По Watson, Panchen.) 1 — quadratum; 2 — глазница; 3 — maxillare; 4 — septomaxillare; 5 — premaxillare; 6 — nasale; 7 — lacrimale; 8 — prefrontale; 9 — frontale; 10 — jugale; 11 — postorbitale; 12 — postfrontale; 13 — intertemporale; 14 — squamosum; 15 — supratemporale; 16 — parietale; 17 — pterygoideum; 18 — tabulare; 19 — postparietale; 20 — palatinum; 21 — ectopterygoideum; 22 — подвисочная впадина; 23 — quadratojugale; 24 — opisthoticum; 25 — prooticum; 26 — parasphenoideum; 27 — basioccipitale; 28 — exoccipitale; 29 — интерптеригоидная впадина; 30 — ушная вырезка; 31 — наружная ноздря; 32 — обонятельный отдел; 33 — sphenethmoideum; 34 — epipterygoideum; 35 — овальное окно; 36 — basisphenoideum (базиптеригоидный отросток); 37 — supraoccipitale; 38 — vomer; 39 — внутренняя ноздря. Римскими цифрами обозначены отверстия для черепных нервов.





**Рис. 168.** Схемы, на которых показаны компоненты черепа. А, В, Д. Эндоскелетные образования мозговой коробки и нёба (или верхней челюсти) сверху, снизу и сбоку в том виде, в каком они имеются у акулы или зародыша более высокоразвитых челюстноротых позвоночных. Б, Г, Е. Аналогичные проекции, дополненные покровными элементами. На Б и Е щит покровной крыши связывает воедино и покрывает мозговую коробку и эндоскелетную челюсть; на Г видно, что покровные образования нёба укрепляют эндоскелетное нёбо, а еще один покровный элемент подстилает мозговую коробку. Покровные кости показаны розовым цветом; замещающие кости нёба — оранжевым; замещающие кости мозговой коробки — желтым; хрящ — голубым. 1 — palatoquadratum; 2 — обонятельная капсула; 3 — базальное сочленение мозговой коробки с нёбноквадратным элементом; 4 — сочленение нёбноквадратного элемента со слуховым отделом; 5 — слуховая капсула; 6 — наружная ноздря; 7 — глазница; 8 — теменное отверстие; 9 — ушная вырезка; 10 — место приращения нижней челюсти; 11 — подвисочная впадина для челюстных мышц; 12 — внутренняя ноздря; 13 — parasphenoideum.

соматической, так и висцеральной природы (см. т. 1, с. 197). Можно было бы по отдельности рассматривать эти три группы элементов различного эмбрионального происхождения, однако удобнее выделить в примитивном черепе три главных функциональных блока — один чисто покровный и два смешанных. Эти блоки следующие:

**А. Покровная крыша черепа.** Этот костный щит полностью покрывает сверху и с боков голову и простирается вниз до края рта, где его элементы несут краевой ряд зубов. Крыша сплошная, если не считать отверстий **наружных ноздрей** (nares externi), **глазниц** (orbitae) и небольшого **теменного отверстия** (foramen parietale) для третьего, срединного глаза. Первоначально позади каждой глазницы щит имел вырезку, окаймлявшую затянутое барабанной перепонкой отверстие, которое соответствует брызгальцу костных рыб.

**Б. Нёбный комплекс** включает в себя окостенения нёбноквадратного хряща висцерального происхождения (который у акул образует всю верхнюю челюсть) и ряд покровных костей, сформировавшихся под этим хрящем в крыше ротовой полости и в значительной мере заменяющих его. Передняя часть комплекса образует широкую нёбную пластину, в которой спереди по бокам находятся отверстия **внутренних ноздрей**, или **хоан** (choanae). Позади нёбный комплекс с обеих сторон отделен от края крыши **подвисочными впадинами** (fossae subtemporales) для выхода мышц-аддукторов, смыкающих челюсти.

**В. Мозговая коробка** образована хрящем в основном соматического происхождения, но обычно в значительной мере окостеневает; к ее нижней поверхности у ранних тетрапод и костных рыб прилегает обширная покровная кость, сформировавшаяся в центре ротовой полости.

**ЧЕРЕП ПРИМИТИВНЫХ АМФИБИЙ. ПОКРОВНАЯ КРЫША у примитивных тетрапод**

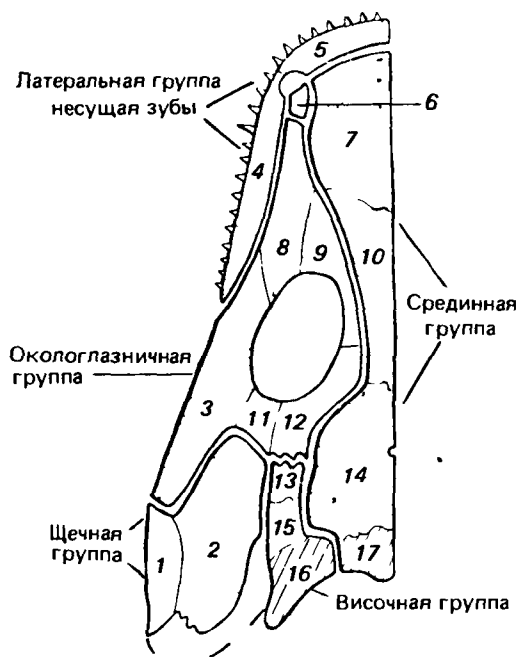


рис. 169) Схема крыши черепа примитивного четвероногого, элементы сгруппированы (довольно условно) в отделы. Маленькую septomaxillare трудно отнести к какой бы то ни было группе. Элементы, выделенные точками, остаются как таковые в черепах типичных млекопитающих, заштрихованные элементы задней части, по-видимому, влились в затылочную кость млекопитающих, элементы, оставленные белыми, ими утрачены. 1 — quadratojugale, 2 — squamosum, 3 — jugale, 4 — maxillare, 5 — premaxillare, 6 — septomaxillare, 7 — nasale, 8 — lacrimale, 9 — prefrontale, 10 — frontale, 11 — postorbitale, 12 — postfrontale, 13 — intertemporale, 14 — parietale, 15 — supratemporale, 16 — tabulare, 17 — postparietale.

включает в себя множество элементов, соединенных швами практически в сплошной щит. Эти кости в основном парные, но иногда присутствуют и непарные срединные окостенения, не играющие большой роли. Чтобы названия многочисленных элементов крыши легче запоминались, мы произвольно объединяем их в несколько групп (рис. 169).

**а.** Несущие зубы краевые кости. На самом конце черепа имеется небольшая предчелюстная кость<sup>1</sup> (premaxillare), несущая передние зубы. Остальные краевые зубы расположены на удлинённой верхнечелюстной кости (maxillare). Шов между этими костями проходит под наружной ноздрей.

**б.** Продольный ряд вдоль дорсальной средней линии. От предчелюстной кости до затылочной оконечности черепа друг за другом располагаются следующие кости: носовая, лобная, теменная и заднетеменная. **Носовые кости** (nasalia) лежат между наружными ноздрями, за ними между глазницами располагаются **лобные** (frontalia), правда, у ранних форм они не достигают краев глазниц; **теменные** (parietalia) обычно велики и занимают центр черепной плиты (свода), т. е. уплощенной части крыши позади глазниц и между ними; теменное отверстие для срединного глаза расположено между этими костями. **Заднетеменные** (postparietalia), или покровные верхнезатылочные (dermosupraoccipitalia), кости находятся

<sup>1</sup> Рассматривается одна сторона черепа (симметричная другой), поэтому, если специально не оговорено срединное расположение элемента, речь идет о парных костях — Прим ред

на заднем крае крыши и могут в виде бортиков заходить на заднюю поверхность мозговой коробки.

в. Окологлазничный ряд. В него входят пять костей — предлобная, заднелобная, заглазничная, скуловая и слезная, у многих ранних тетрапод образующие полное кольцо вокруг каждой глазницы. Предлобная (prefrontale) и заднелобная (postfrontale) формируют верхний край глазницы, заглазничная (postorbitale) — ее задневерхний край. Обычно крупная скуловая кость (jugale) расположена под глазницей. Слезная (lacrimale) лежит между глазницей и наружной ноздрей и может достигать края одного или обоих этих отверстий; у тетрапод в этой области находится слезный проток, и кость получила свое название в связи с тем, что обычно содержит канал для него. Маленький и малопонятный покровный элемент septomaxillare может располагаться на заднем крае наружной ноздри рядом со слезной костью или образовывать костную раковину внутри носовой полости; он обнаружен у многих тетрапод из разных групп, но его эволюция плохо известна.

г. Височный ряд. Позади глазницы в черепе ранних тетрапод находится ушная вырезка, названная так потому, что здесь, по всей видимости, располагалась барабанная перепонка. Выше вдоль края черепной плиты идут спереди назад друг за другом три мелкие кости — межвисочная (intertemporale), надвисочная (supratemporale) и табличная (tabulare), как правило редуцирующиеся и исчезающие у поздних тетрапод. Названия не особенно наглядны, но, к счастью, эти кости расположены в алфавитном порядке.

д. Щечные кости. Большая часть щеки позади глазницы и ниже ушной вырезки занята широкой пластиной чешуйчатой кости (squamosum); снизу от нее у ранних форм находится меньший по размеру краевой элемент, квадратно-скуловая кость (quadratojugale).

У примитивных тетрапод крыша черепа обычно имела скульптурированную поверхность с гребнями и ямками (как у современных крокодилов), к которой была прочно прикреплена кожа. Эта особенность характерна также для примитивных костных рыб, но у современных форм поверхность крыши обычно сглажена. Рыбы и живущие в воде амфибии имеют сенсорные органы боковой линии (см. гл. 15), которые залегают в системе каналов. У рыб на голове эти каналы обычно представляют собой трубчатые ходы внутри костей крыши, местами открывающиеся на поверхности порами; у амфибий они не так заглублены и выглядят на костях крыши желобками. Сходные каналы или желобки находятся в нижней челюсти и жаберной крышке рыб.

НЕБНЫЙ КОМПЛЕКС (рис. 167, Б, Г). У акул, не имеющих покровных костей, сбоку от мозговой коробки находится только один элемент — хрящ, функционирующий как верхняя челюсть. Однако он несопоставим с челюстью костных рыб и тетрапод, так как у них его гомолог объединен с покровными костями в сложный небный комплекс (рис. 168, Г), а собственно верхняя челюсть образована костями крыши черепа.

Основная часть небного комплекса состоит из четырех покровных костей, сформировавшихся в коже, выстилающей крышу ротовой полости. Самая крупная и наиболее медиальная из них — крыловидная (pterygoideum), первоначально простиравшаяся на большую часть длины черепа; она прилегает к поверхностной, т. е. нижней, стороне небноквадратного хряща или сформировавшихся в нем окостенений и частично замещает эту структуру как несущий элемент небной конструкции. Латеральнее крыловидной кости находится ряд из трех покровных



элементов: сошника (*vomer*), который впереди смыкается с одноименной костью противоположной половины нёба и простирается назад медиальнее внутренней ноздри, нёбной кости (*palatinum*), проходящей назад от этого отверстия вдоль края нёба, и наружной крыловидной, или поперечной, кости (*ectopterygoideum s. transversum*), оканчивающейся у подвисочной впадины. У костных рыб и ранних тетрапод на каждом из этих покровных элементов могут присутствовать зубы, а три латеральных кости иногда несут ряд даже более крупных зубов, чем на челюстях (акулы зубы, возможно, сопоставимы с нёбными, а не с краевыми зубами костных рыб).

Эти покровные кости нёба выполняют многие функции хряща верхней челюсти акул, но последний сохраняется, хотя и несколько редуцируясь, в черепе зародышей костных рыб и тетрапод в виде нёбноквадратного хряща (*palatoquadratum s. pterygoquadratum*). У взрослых костных рыб по длине этого элемента можно найти несколько по-разному называемых окостенений. У тетрапод их остается только два: сзади — квадратная кость (*quadratum*), образующая поверхность для приращения нижней челюсти, перед нею — верхнекрыловидная кость (*epipterygoideum*), лежащая в соответствии с названием над крыловидной. Эта кость соединяется в базальном сочленении<sup>1</sup> с клиновидным отделом мозговой коробки. Для ранних костных рыб и тетрапод в этом месте, по-видимому, было характерно подвижное сочленение между нёбом и мозговой коробкой. Вертикальный вырост верхнекрыловидной кости направлен вверх к крыше черепа; иногда эта кость простирается назад, где встречается с квадратной. У ранних форм передняя часть нёбноквадратного хряща достигала носовой области, но у тетрапод она редуцирована и никогда не окостеневает.

Таким образом, спереди нёбный комплекс представлен в основном горизонтально проходящей пластиной покровного происхождения; ее внешний край имеет вырезку для внутренней ноздри, а на остальном протяжении прочно соединен с несущими зубы краевыми покровными костями крыши черепа. Пластины обеих сторон нёба спереди встречаются, а сзади расходятся, оставляя интерптеригоидную впадину с каждой стороны вентральной поверхности мозговой коробки. Задняя часть нёбного комплекса в противоположность передней представлена вертикальной костной пластиной, образующей медиальную стенку подвисочной впадины с челюстными мышцами. В месте соединения передней и задней частей нёбного комплекса находится базальное сочленение с мозговой коробкой, в котором могут участвовать крыловидная и верхнекрыловидная кости. Позади этой точки находится щель между вертикальной нёбной пластиной и латеральной стенкой мозговой коробки. Через нее проходят важные кровеносные сосуды и нервы; у примитивных костных рыб ей соответствует спиракулярная жаберная щель (брызгальце), а у амфибий — заменившая ее слуховая труба.

**МОЗГОВАЯ КОРОБКА** (рис. 167, Б, Д, Е). У большинства костных рыб и низших тетрапод срединный покровный элемент, парасфеноид (*parasphenoideum*), формирующийся в коже крыши ротовой полости под мозговой коробкой, плотно, иногда неотделимо, прилегает к нижней поверхности последней. Спереди он представляет собой у тетрапод тонкое, иногда стержневидное образование, а

<sup>1</sup> Базальным сочленением называют место соединения нёбного комплекса с мозговой коробкой — *Прим ред*

задней своей частью широко расходится по вентральной поверхности мозговой коробки и может с обеих сторон контактировать с крыловидными костями в базальных сочленениях.

Мозговая коробка у большинства костных рыб и тетрапод хорошо окостеневает, однако область обонятельных капсул окостеневала только у самых древних тетрапод, а у современных амфибий, скелет которых редуцирован, окостенение мозговой коробки очень слабое. У форм с более полным окостенением элементы коробки взрослых особей часто слиты, так что иногда трудно определить границы отдельных костей.

В затылочном отделе кольцо из четырех костей — срединных **основной затылочной** (*basioccipitale*) и **верхнезатылочной** (*supraoccipitale*) и парных **боковых затылочных** (*exoccipitalia*) — окружает большое затылочное отверстие (*foramen occipitale magnum*). У костных рыб и примитивных тетрапод затылочный мышцелок представляет собой единую вогнутую округлую структуру<sup>1</sup>, образованную главным образом основной затылочной костью и отчасти (сверху и с боков) боковыми затылочными. Эти кости в эмбриогенезе возникают из сросшихся элементов затылочной дуги и, следовательно, в какой-то степени соответствуют телу и невральным дугам позвонка, а верхнезатылочная кость формируется в хряще, соединяющем слуховые капсулы обеих сторон головы; она отсутствует у некоторых костных рыб и амфибий. Основная затылочная кость может простираться далеко вперед в дне полости черепа, а боковые затылочные относительно малы. У всех тетрапод, кроме современных амфибий, а также у кистеперых рыб они пронизаны отверстиями для двенадцатого (подъязычного) нерва. Блуждающий и добавочный нервы (X и XI) и обычно вена, собирающая кровь от части мозга, проходят через крупное яремное отверстие (*foramen jugulare*) спереди от боковой затылочной кости, представляющее собой эмбриональный промежуток между затылочной дугой и слуховой капсулой; IX нерв может выходить здесь же или пронизывать слуховую капсулу несколько спереди от этого отверстия.

За исключением задней части, где она перекрыта верхнезатылочной костью, мозговая коробка между двумя слуховыми капсулами сверху открыта, хотя эта область, естественно, защищена сверху покровными элементами. В слуховом отделе присутствуют **переднеушная** (*prooticum*) и **заднеушная** (*opisthoticum*) кости, но они могут так прочно срастись, что у взрослого животного их трудно различить. Мешочки и каналы внутреннего уха окружены этими окостенениями слуховой капсулы, а иногда заходят и в верхнезатылочную кость. У рыб слуховой отдел черепа не имеет наружных отверстий, но головка гиомандибуляре упирается в ее внешнюю поверхность; у тетрапод в этом месте находится **овальное окно** (*fenestra ovalis*), к которому примыкает основание передающего звук стремени, образовавшегося из гиомандибуляре. Для получения сенсорных сигналов VIII нерв входит в слуховую капсулу изнутри; VII нерв обычно пронизывает переднеушную кость вблизи ее переднего конца, а крупный тройничный нерв (V) проходит через одно или несколько отверстий на переднем крае переднеушной кости или около него. На задней поверхности черепа выше слуховой капсулы и ниже покровных костей крыши часто присутствует **задневисочное окно** (*fenestra posttemporalis*).

<sup>1</sup> Поскольку она вогнутая, ее правильное было бы назвать не мышцелком, а ямкой, однако это не принято.

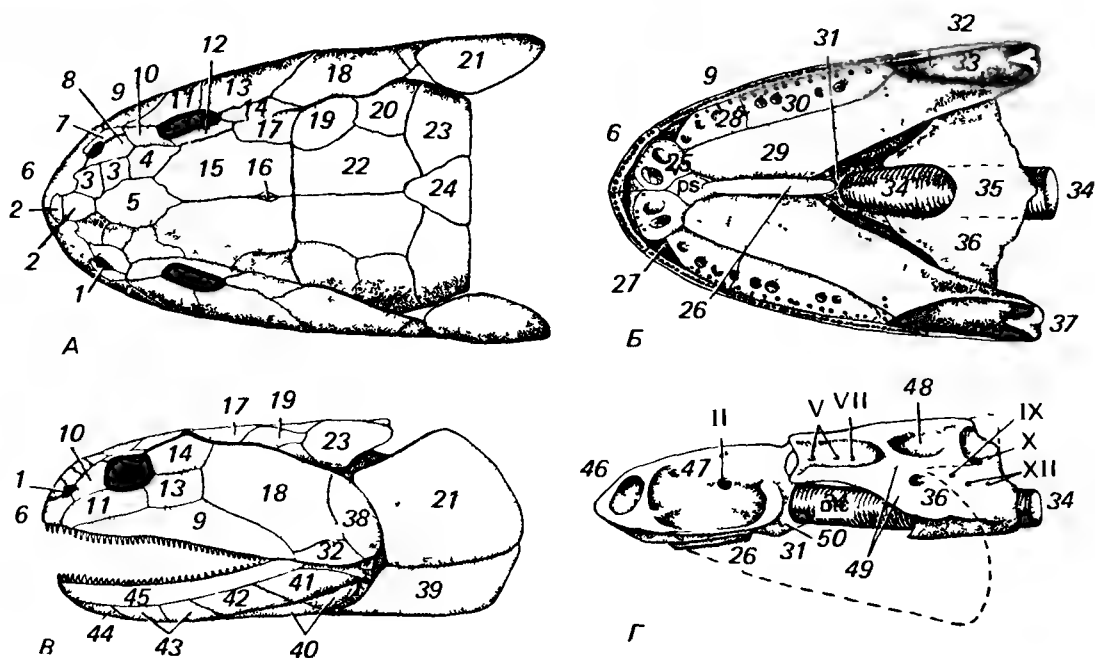
Спереди от слухового отдела мозговая коробка резко сужается к глазничному, или клиновидному, отделу. Главный элемент здесь — непарная **основная клиновидная кость** (*basisphenoideum*), центр окостенения которой находится в дне мозговой коробки; она почти полностью закрыта с вентральной стороны парасфеноидом. С обеих сторон эта кость несет по **базиптеригоидному отростку** (*processus basipterygoideus*), образующему базальное сочленение с небным комплексом. В этой кости дно полости черепа образует содержащую гипофиз впадину — **гипофизарную ямку** (*fossa pituitaria*), или **турецкое седло** (*sella turcica*) (не видно на рис. 167). Рядом с обеих сторон имеется по вентральной стороне отверстие, через которое в мозговую коробку входит внутренняя сонная артерия, а сразу за гипофизарной ямкой у ранних форм был канал для вены, проходившей поперечно с одной стороны головы на другую. Боковые стенки клиновидной области мозговой коробки у многих примитивных тетрапод не окостеневают. Если здесь между глазницами находится хрящ или кость, то они обычно пронизаны крошечными отверстиями для нервов глазных мышц (III, IV, VI). Зрительный нерв (II) может выходить наружу либо здесь же, либо (как у изображенной формы) сквозь заднюю часть клинообонятельной кости.

В узком обонятельном отделе присутствует непарная **клинообонятельная кость** (*sphenethmoideum*), подостланная снизу передним отростком парасфеноида. Внутри нее к обонятельным капсулам расходятся два обонятельных нерва. Передняя часть обонятельной области и обонятельные капсулы почти у всех тетрапод остаются неокостеневшими, а когда здесь присутствует кость (у различных рыб) все равно сохраняется много хряща.

**КИНЕТИЗМ ЧЕРЕПА.** В описанном здесь примитивном черепе амфибий выделяются три главных функциональных компонента, *подвижно* соединенных друг с другом. В черепе человека и других млекопитающих нет такой подвижности, или, пользуясь строгим термином, **кинетизма** черепа, как нет его и у многих других групп, например у химер, двоякодышащих рыб, лягушек, черепах и крокодилов. Однако он характерен для большинства позвоночных, включая акул, костистых рыб, змей и птиц, и, таким образом, представляется исходным и «нормальным» состоянием.

К сожалению, анализ этого явления отнюдь не прост. Многие группы имеют кинетичные черепа, но количество и расположение функциональных компонентов сильно варьируют; таким образом, очевидно, что кинетизм возникал и утрачивался в ходе эволюции неоднократно. Исходя из различий в строении следует ожидать, что функциональная роль кинетизма у разных групп неодинакова. Чаще всего он позволяет верхней челюсти (в широком смысле) работать относительно независимо от других частей черепа. Так, у акул небноквадратный хрящ может скользить вперед и назад по мозговой коробке; у многих костистых рыб верхняя челюсть выдвигается (т. е. скользит) вперед при открывании рта; у змей могут функционировать независимо даже две ее половины, у птиц она, т. е. надклювье, обычно может немного отгибаться вверх относительно остальной части черепа. Такие движения в различных случаях позволяют животному шире открывать рот, быстрее его закрывать, прицельнее клевать и кусать или легче заглатывать крупную добычу; эти функции не исключают друг друга, и кинетизм может служить для нескольких целей одновременно.

**КРЫША ЧЕРЕПА У КОСТНЫХ РЫБ.** Палеонтологические данные все более убеждают в том, что предков тетрапод следует искать среди палеозойских мясистопасть-



Череп палеозойской кистеперой рыбы (комбинированный рисунок) для сравнения с черепом примитивного четвероногого (см. рис. 167) А. Вид сверху Б Небо В Вид сбоку. Г Вид мозговой коробки сбоку От покровного черепа кистеперых покровный череп лабиринтодентов отличается в первую очередь утратой элементов жаберной крышки, уменьшением относительной длины задней части и удлинением «лицевого» отдела, а также редукцией мелких элементов роstralной и назальной областей; «экстраскапулярные» элементы у заднего края черепа являются не настоящими костями черепа, а увеличенными «шейными» чешуями. Небо у этих двух групп похоже. Мозговая коробка лабиринтодентов менее полно окостеневает, образует единый блок вместо двух у кистеперых и не имеет широкого канала для хорды, присутствующего у последних. 1 — наружная ноздря; 2 — rostralia, 3 — nasalia, 4 — frontale, 5 — postrostrale; 6 — premaxillare; 7 — postnasale; 8 — septomaxillare; 9 — maxillare, 10 — prefrontale; 11 — lacrimale, 12 — postfrontale; 13 — jugale; 14 — postorbitale, 15 — parietale; 16 — теменное отверстие, 17 — intertemporale, 18 — squamosum, 19 — supratemporale; 20 — tabulare; 21 — operculum; 22 — postparietale; 23, 24 — extrascapularia laterale et mediale; 25 — vomer; 26 — parasphenoideum; 27 — внутренняя ноздря, 28 — palatinum; 29 — pterygoideum; 30 — ectopterygoideum; 31 — basisphenoideum; 32 — quadratojugale; 33 — подвисочная впадина; 34 — хорда (реконструирована), 35 — basioccipitale; 36 — слуховая капсула; 37 — quadratum; 38 — preoperculum, 39 — suboperculum; 40 — gularia; 41 — supraangulare; 42 — angulare; 43 — postsplenialia; 44 — spleniale; 45 — dentale; 46 — обонятельная капсула; 47 — presphenoideum; 48 — задневисочное окно; 49 — ямки для приращения гиомандибуляре; 50 — отверстие для внутренней сонной артерии. Римскими цифрами обозначены отверстия для черепных нервов. (А и Б на основании *Eusthenopteron*; В на основании *Osteolepis*; Г на основании *Ectosteorhachis*; данные из Jarvik, Romer; Save-Soderbergh, Stensio.)

ных рыб, вероятно кистеперых. Строение их черепа хорошо изучено, во многом оно сходно с таковым у ранних тетрапод.

Покровный щит этих форм (рис. 170, А, В) в общем сравним со щитом тетрапод и, несмотря на большую путаницу в предлагавшихся ранее интерпретациях, между многими отдельными их элементами можно установить прямую гомологию. Интересно, однако, отметить значительное изменение в ходе эволюции соотношения передней и задней частей черепа. У кистеперых глазницы и теменное отвер-

стие выдвинуты сравнительно далеко вперед; черепная плита и щечный отдел — длинные, а «лицо» — короткое. У ранних тетрапод лицевой отдел развит гораздо сильнее, а задняя часть головы относительно коротка. Отсюда вытекает, что предки костных рыб были очень короткомордыми и что у кистеперых происходило увеличение лицевого отдела. Эта мысль вроде бы подтверждается при изучении крыши их черепа. В задней ее части большинство костных элементов непосредственно сравнимо с имеющимися у тетрапод. Впереди же присутствуют мелкие изменчивые элементы, которые образуют мозаику чешуй и в результате не могут быть легко прогомологизированы с лицевыми костями тетрапод. Такое впечатление, что «лицо» формировалось как разрастающееся новообразование с неустановившимся еще числом и расположением элементов.

Двоякодышащие рыбы считаются боковой ветвью линии мясистолапастных. Их крыша черепа, несомненно, аберрантна. У современных форм она неполная и включает лишь небольшое число крупных покровных элементов, с трудом сопоставимых с костями кистеперых рыб и амфибий (рис. 171). У древнейших двоякодышащих крыша состояла из множества мелких многоугольных костей, которые различались не только у разных форм, но и у отдельных особей. У более поздних родов наблюдалась тенденция к уменьшению числа этих элементов и сохранению относительно небольшого числа крупных пластин, как у нынешних видов.

Изменчивая мозаика из множества мелких костных элементов по всему кроющему щиту у ранних двоякодышащих и в передней его части у кистеперых свидетельствует о присутствии здесь у древнейших костных рыб многочисленных мелких и различных у разных форм центров окостенения и о том, что тенденции

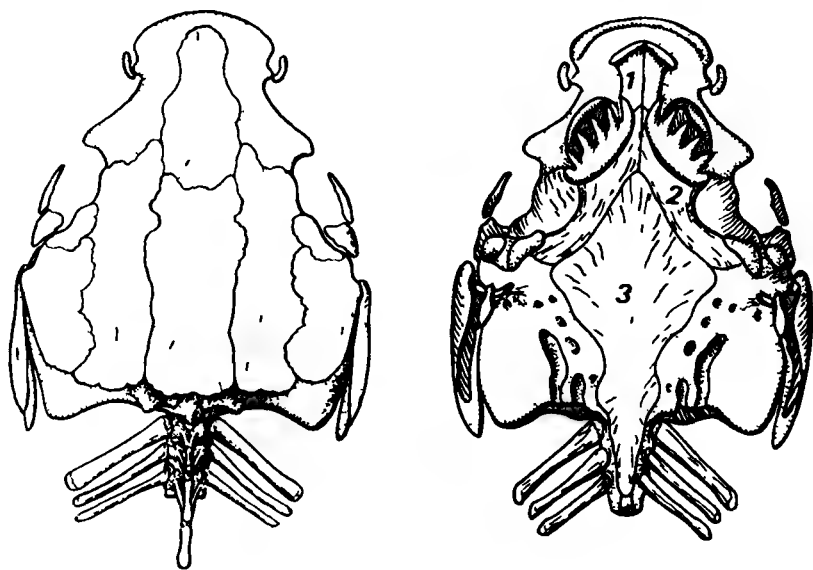


Рис. 171 Крыша черепа и небо австралийской двоякодышащей рыбы *Neoceratodus*. Мозговая коробка (показана точками) хрящевая, но ее подстилает крупный парасфеноид (3), покровная крыша включает в себя только немногочисленные крупные пластины, которые трудно гомологизировать с пластинами других форм. Верхняя челюсть приращена к мозговой коробке, и единственные окостенения в верхней челюсти, или небе — это крупные крыловидные кости (2) и сошники (1). Крыловидные кости несут большие веерообразные зубные пластинки, а на каждом сошнике присутствует маленький режущий зуб (По Goodrich)

к сокращению числа элементов и стабилизации их расположения возникли позже и неодновременно. Поскольку эти процессы вряд ли могли идти одинаково во всех случаях, надежды на установление гомологии между отдельными костями крыши у различных групп костных рыб, по-видимому, мало.

У лучеперых (кроме веслоносых) хорошо развита покровная крыша, многие элементы которой вполне стабильны и по расположению сходны с некоторыми костями кистеперых и тетрапод (рис. 123, 172, 173). Вследствие этого им по традиции даны привычные названия, в частности теменные, лобные кости и т. д. Однако идет ли речь об истинной гомологии, сказать трудно. Значительное отличие от кистеперых и тетрапод состоит в том, что лучеперым рыбам (не считая примитивных вымерших форм) не свойственно наличие теменного отверстия, а также сильное развитие щечного отдела позади глазницы — обычно у них не бывает кости, соответствующей чешуйчатой. Глазницы лучеперых обычно велики, а лицевой отдел перед ними короток и слабо развит (исключение — специализированные формы вроде щуки и осетров). Челюсти первоначально простирались вдоль всей головы, и верхнечелюстные кости были хорошо развиты. Однако у высших лучеперых пасть уменьшена и челюстной сустав смещен вперед; краевые зубы у костистых рыб имеют тенденцию исчезать, а верхнечелюстные кости могут исключаться из обрамления рта (см. рис. 35).

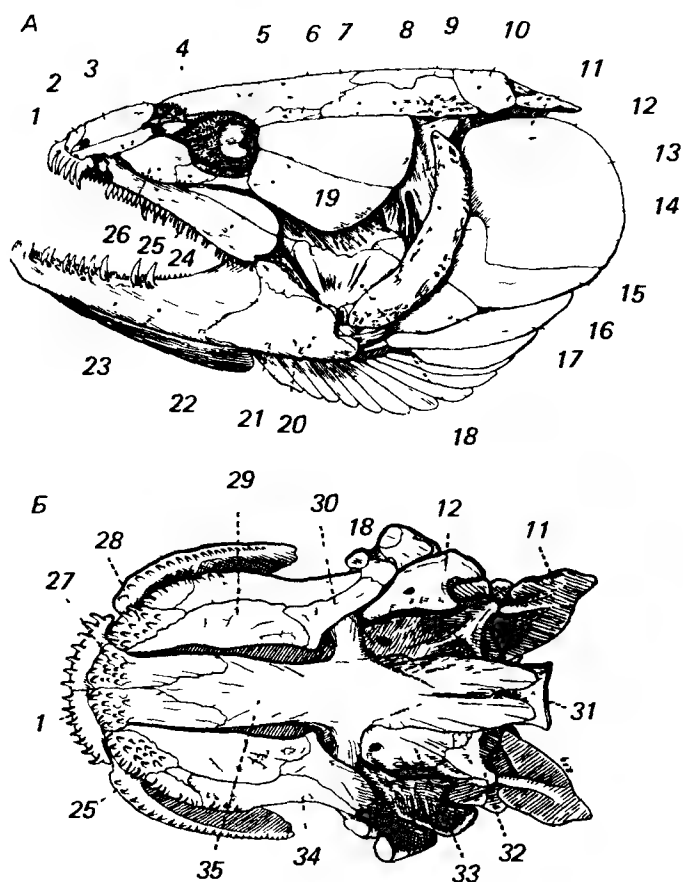
**НЁБО У КОСТНЫХ РЫБ.** У кистеперых и их четвероногих потомков строение нёба (рис. 170, Б) сходно, а его костные элементы почти идентичны во всех отношениях.

У двоякодышащих краевые зубы утрачены (как и кости, которые их несли) и остались только пара крупных веерообразных зубных пластинок (рис. 171), приросших к крыловидным костям, и пара гораздо более мелких — на сошниках. В связи с этим имеются хорошо развитая покровная крыловидная кость и маленький сошник, а остальные кости нёба утрачены. Какие-либо окостенения нёбноквадратного хряща отсутствуют, а он прочно прирос к мозговой коробке, т. е. череп аутостилический.

У лучеперых строение нёба, включающего две или более замещающих кости, формирующихся в нёбноквадратном хряще, первично, видимо, было сходно со строением у кистеперых. У большинства современных лучеперых базальное сочленение нёба и мозговой коробки отсутствует; это компенсируется крупным и хорошо окостеневшим гиомандибулярным элементом (рис. 123; 172, Б; 173, А); рядом с ним появляется дополнительная кость, **симплектик** (*symplecticum*), обеспечивающая более прочную связь гиомандибуляре с верхней челюстью.

**МОЗГОВАЯ КОРОБКА У КОСТНЫХ РЫБ.** У двоякодышащих окостенения мозговой коробки, как и других частей скелета, редуцированы, и она остается хрящевой, кроме пары боковых затылочных костей. У осетров и веслоносых большая ее часть также хрящевая (предположительно, вследствие неотении). У ранних кистеперых и древнейших ископаемых лучеперых она полностью окостеневала, причем большинство швов облитерировалось по мере роста особей, поэтому очень мало известно о присутствии конкретных костей. У современных высших лучеперых, включая костистых, в хорошо окостеневшей мозговой коробке отдельные кости обычно различимы; многие из них, по-видимому, те же, что и у тетрапод, но слуховой отдел часто включает пять костей, которые невозможно впрямую сопоставить с имеющимися у наземных позвоночных (рис. 173, Б).

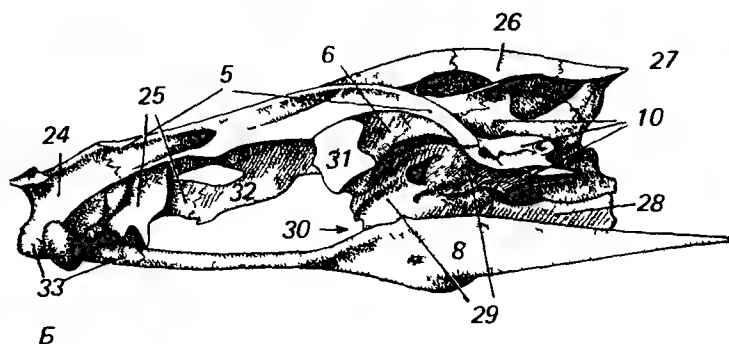
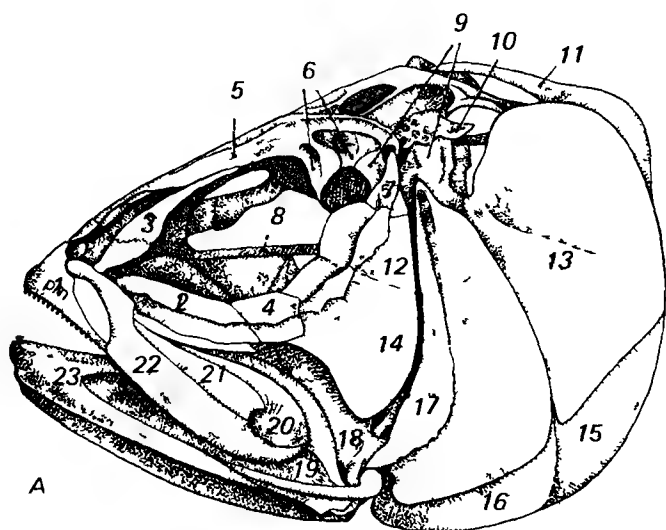
Во многих отношениях даже в мелких деталях мозговые коробки кистеперых



Череп *Amia* — наименее специализированной из современных лучеперых рыб. А Вид сбоку. Б Небо. 1 — premaxillare; 2 — rostrale, 3 — nasale, 4 — prefrontale; 5 — frontale; 6 — postfrontale; 7 — postorbitale; 8 — parietale; 9 — supratemporale, 10 — postparietale; 11 — posttemporale; 12 — hyomandibulare; 13 — operculum; 14 — preoperculum, 15 — suboperculum; 16 — interoperculum; 17 — radii branchiostegi, 18 — quadratum; 19 — suborbitale; 20 — angulare; 21 — supraangulare; 22 — gulare; 23 — dentale, 24 — supramaxillare; 25 — maxillare, 26 — lacrimale; 27 — vomer; 28 — palatinum, 29 — (ento)pterygoideum; 30 — epipterygoideum; 31 — basioccipitale; 32 — opisthoticum; 33 — prooticum; 34 — ectopterygoideum; 35 — parasphenoideum. Гомология некоторых из этих элементов с одноименными костями кистеперых и тетрапод сомнительна. (По Goodrich.)

(рис. 170, Б, Г) и типичных ранних тетрапод сходны. Однако имеются и существенные различия. Если мозговая коробка большинства взрослых позвоночных составляет одно целое, то у кистеперых она состоит из двух отдельных частей<sup>1</sup>. Передняя довольно прочно связана с верхней челюстью и нёбными структурами; она включает обонятельный и клиновидный отделы вплоть до гипофизарной ямки и базального сочленения. Задняя часть объединяет слуховой и затылочный отделы мозговой коробки. Обе части подвижно сочленены друг с другом и, кроме того, имеют гибкое соединение при помощи хорды, которая проходит вперед, не

<sup>1</sup> У примитивных ископаемых лучеперых мозговая коробка тоже может состоять из двух отдельных частей, однако граница между ними отодвинута дальше назад, так что ухо находится в передней части, и позади границы между «половинками» остается лишь затылочный отдел.



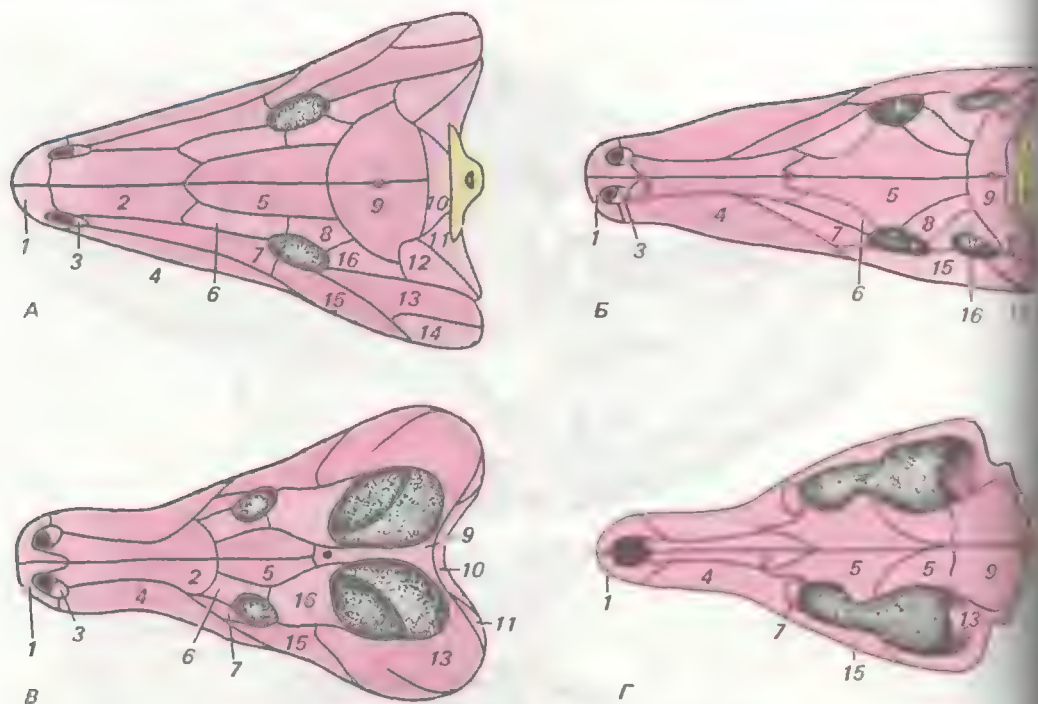
Костистая рыба *Clupea* (сельдь) А Скелет головы, включая жаберную крышку (вид сбоку) Б Мозговая коробка (вид сбоку) Конструкция черепа костистых рыб высокоспециализирована, но происходит из общего плана строения, характерного для *Amia* 1 — premaxillare, 2 — lacrimale, 3 — nasale, 4, 7, 12, 14 — suborbitalia, 5 — frontale, 6 — sphenoticum, 8 — parasphenonideum, 9 — hyomandibulare, 10 — pteroticum, 11 — posttemporale, 13 — operculum, 15 — suboperculum, 16 — interoperculum, 17 — preoperculum, 18 — quadratum, 19 — articulare, 20, 21 — supramaxillaria, 22 — maxillare, 23 — dentale, 24 — dermethmoideum, 25 — prefrontale + parethmoideum, 26 — parietale, 27 — epioticum, 28 — basioccipitale, 29 — prooticum, 30 — отверстие миодома (указано стрелкой), 31 — dermosphenoticum, 32 — orbitosphenonideum, 33 — vomer (По Gregory )

сужаясь, через канал в дне заднего сегмента и оканчивается в углублении на задней поверхности переднего.

Такой необычный тип мозговой коробки долго считался непреодолимым препятствием для вывода тетрапод из кистеперых рыб. Однако сейчас известно, что у наиболее древних амфибий (позднедевонских) мозговая коробка по крайней мере частично разделялась на две половины и сохраняла широкий хордальный канал. Таким образом, даже по своеобразной конструкции мозговой коробки кистеперых можно считать предшественниками тетрапод.

У лучеперых глаза и глазницы обычно велики, и в связи с этим мозговая коробка между ними может редуцироваться до перепончатой перегородки. У большинства лучеперых позади гипофизарной области в дне мозговой коробки развивается



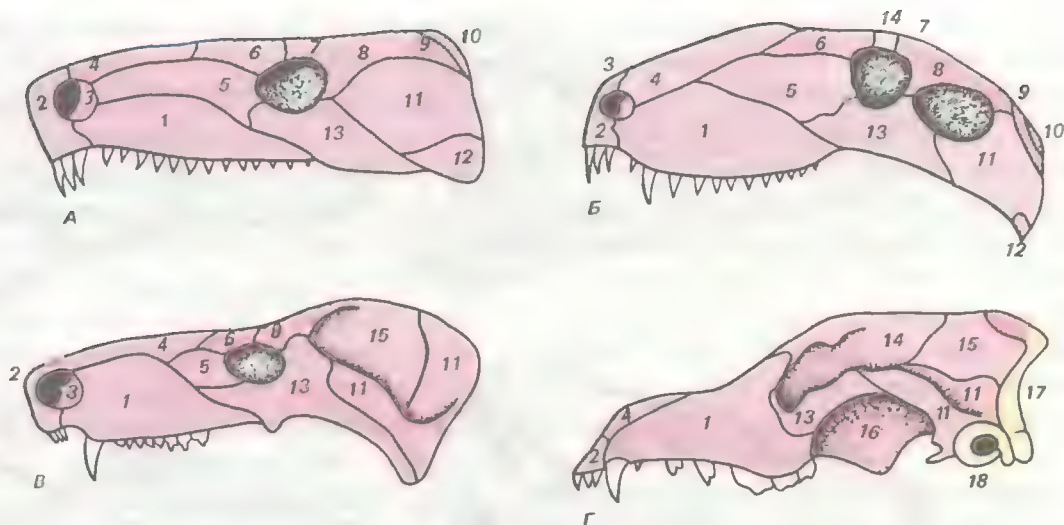


**Рис. 174.** Схемы крыши черепа (вид сверху), показывающие становление конструкции свойственной млекопитающим. К числу главных изменений можно отнести 1) утрату многих архаичных элементов; 2) образование височного окна и редукцию крыши между левым и правым окнами до состояния сагиттального гребня, ниже которого находится увеличившаяся мозговая коробка. Цвета, как на рис. 167; кроме того, утраченные или слившиеся с другими у млекопитающих элементы покровной крыши черепа здесь и на рис. 183 выделены штриховкой. А. Родоначальник рептилий (котилозавр). Б. Прimitивная зверообразная рептилия (пеликозавр). В. Продвинутая зверообразная рептилия (терапсид). Г. Плацентарное млекопитающее. Стадии Б — Г проиллюстрированы конкретными формами на рис. 177. 1 — premaxillare; 2 — nasale; 3 — septomaxillare; 4 — maxillare; 5 — frontale; 6 — prefrontale; 7 — lacrimale; 8 — postfrontale; 9 — parietale; 10 — postparietale; 11 — tabulare; 12 — supratemporale; 13 — squamosum; 14 — quadratojugale; 15 — jugale; 16 — postorbitale; 17 — occipitale.

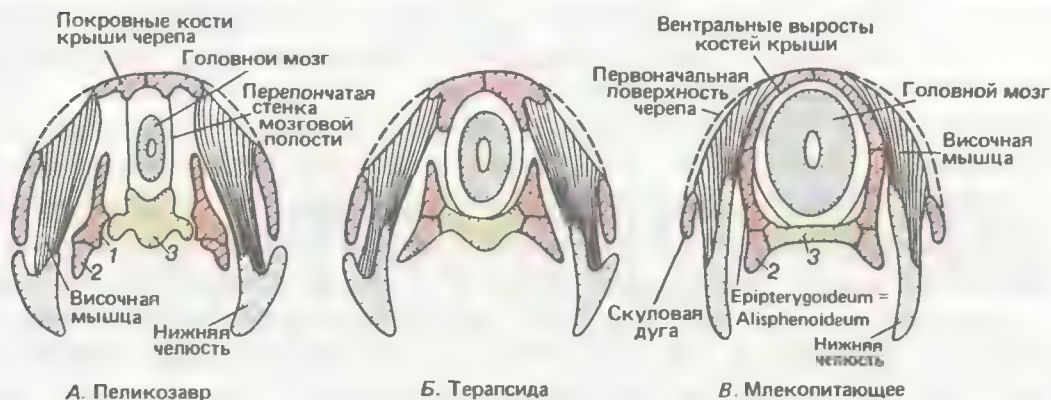
крупная выемка, миодом (myodome), в которой начинаются прямые мышцы глазного яблока.

**ИСТОРИЯ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ — КРЫША ЧЕРЕПА** (рис. 174—177). Окончив обзор черепа рыб, по традиции следовало бы обсудить по порядку особенности черепа различных групп амфибий, рептилий и птиц и лишь затем перейти к млекопитающим. Однако мы подозреваем, что большинство читателей в основном занимает становление интересного, но сложного черепа млекопитающих. Поэтому сейчас мы обратимся сразу к его эволюции и только после этого вернемся к специфике других групп тетрапод.

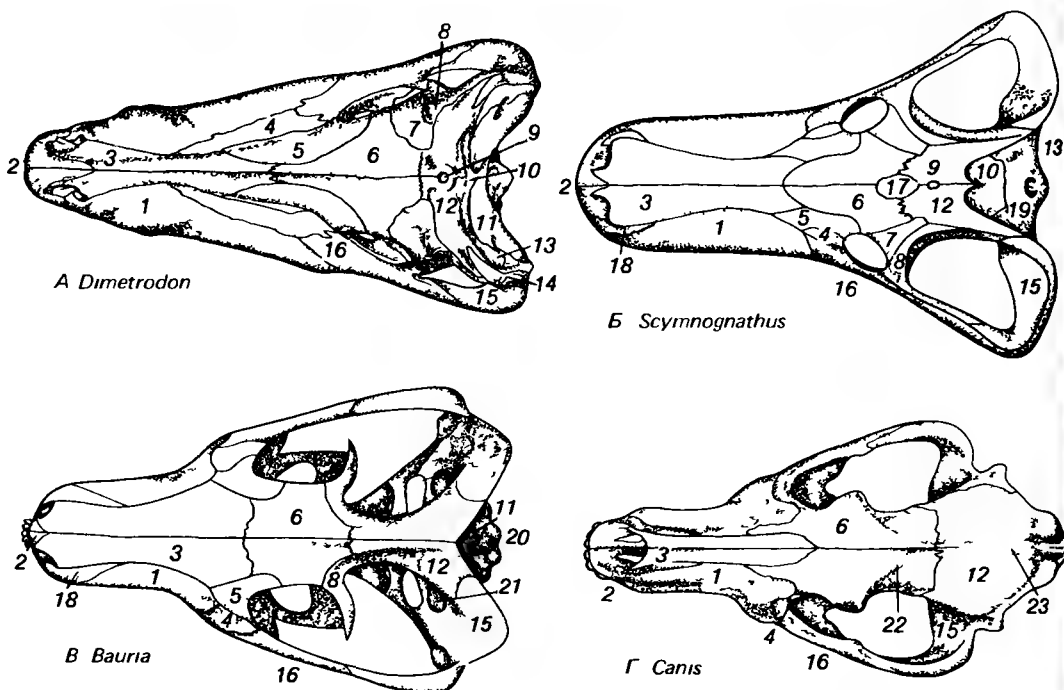
В первую очередь обсудим эволюцию покровной крыши черепа. В ходе преобразования предковых амфибий в капторинорморфных котилозавров (древнейших рептилий) уже произошли некоторые изменения. Череп примитивных рептилий несколько выше и уже, чем у предковых амфибий. Более существенно, однако, так сказать, укрепление задней части крыши. У предковых амфибий шека



**Рис. 175.** Схемы тех же стадий эволюции крыши черепа млекопитающих, что на рис. 174 (вид сбоку). Стадии Б — Г проиллюстрированы конкретными формами на рис. 178. 1 — maxillare; 2 — premaxillare; 3 — septomaxillare; 4 — nasale; 5 — lacrimale; 6 — prefrontale; 7 — postfrontale; 8 — postorbitale; 9 — supratemporale; 10 — tabulare; 11 — squamosum; 12 — quadratojugale; 13 — jugale; 14 — frontale; 15 — parietale; 16 — palatinum; 17 — occipitale; 18 — tympanicum (в оригинале ошибка; эта кость также должна быть выделена розовым цветом).



**Рис. 176.** Схемы поперечных разрезов черепа и нижней челюсти. А. Прimitивная зверообразная рептилия. Б. Продвинутой зверообразной форме. В. Млекопитающее. Показаны особенности эволюции крыши черепа и мозговой коробки. 1) Часть стенки сбоку от разрастающегося головного мозга, исходно была перепончатой. Этот боковой участок укрепляется вытесняющими перепонку вентральными выростами костей крыши и включающейся верхнекрыловидной костью нёба — в качестве крылоклиновидной. 2) Эти выросты костей крыши вниз (вокруг головного мозга) у млекопитающих внешне выглядят как исходная поверхность черепа; однако последняя располагалась снаружи от челюстных мышц, как показано штриховыми линиями. 3) Элементы верхней челюсти (1 — epipterygoideum; 2 — pterygoideum) исходно подвижно сочленялись с мозговой коробкой (3 — basisphenoideum); на Б и В эти два образования сращены. Покровные кости крыши черепа и нёба обозначены розовым цветом; замещающая кость мозговой коробки — желтым; замещающая кость верхней челюсти (epipterygoideum = alisphenoideum) — оранжевым.



Изображения черепов сверху, показывающие эволюцию крыши черепа млекопитающих. А Примитивный раннепермский предок млекопитающих (пеликозавр). Б. Позднепермская терапсида. В Прогрессивная триасовая терапсида Г Собака. 1 — maxillare; 2 — premaxillare; 3 — nasale; 4 — lacrimale; 5 — prefrontale; 6 — frontale; 7 — postfrontale; 8 — postorbitale; 9 — теменное отверстие; 10 — postparietale; 11 — supraoccipitale; 12 — parietale; 13 — tabulare; 14 — supratemporale; 15 — squamosum; 16 — jugale; 17 — preparietale; 18 — septomaxillare; 19 — occipitale; 20 — exoccipitale; 21 — prooticum; 22 — височная линия; 23 — сагиттальный гребень. (Б — по Watson, В — по Boonstra.)

и черепная плита отчасти разделены ушной вырезкой и довольно слабо связаны друг с другом. У рептилий ушная вырезка исчезла; щека и плита надежно скреплены вместе. Задний край черепа по существу прямой на всем протяжении, а барабанная перепонка, которая предположительно первично находилась в вырезке, смещена назад за щеку. Далее, в ходе слияния щеки и плиты начинается редукция трех мелких, расположенных в ряд костей — межвисочной, надвисочной и табличной, которые раньше образовывали край черепной плиты над вырезкой. Межвисочная кость отсутствует у всех рептилий, а надвисочная редуцирована (исключение — самые примитивные котилозавры). Табличная и, посередине, заднетеменная кости теперь обращены скорее назад, чем вверх, т. е., так сказать, перешли границу крыши и затылка (см. рис. 183).

В филогенезе рептилий линия, ведущая к млекопитающим, отделилась от линии котилозавров очень рано, дав пеликозавров позднего карбона и ранней перми. У пеликозавров, несмотря на всю их примитивность, уже можно заметить ряд шагов в сторону млекопитающих. Все элементы крыши, типичные для рептилий по-прежнему присутствуют, хотя надвисочная кость очень сильно редуцировалась. К числу наиболее значительных изменений следует отнести развитие височного окна — отверстия в щечном отделе крыши.

У примитивных амфибий мощные мышцы, смыкающие челюсти, — челюстные аддукторы — находятся в замкнутой камере под щечным или височным отделом сплошной покровной крыши черепа. У большинства рептилий в этом щите образуются отверстия, окна (см. рис. 44, 176), причем образуются по-разному. Их может быть два, одно над другим, или одно единственное — в верхней части виска или немного ниже. Для синапсид характерно боковое височное окно (*fenestra temporalis lateralis*), исходно расположенное довольно низко на щеке, так что над ним смыкаются заглазничная и чешуйчатая кости. Функция всех этих окон неясна. Похоже, что кость исчезает вблизи центра зоны прикрепления мышцы и сохраняется по ее краям. Тогда центральные мышечные волокна прикрепляются к листку плотной соединительной ткани, закрывающему окно. Окна, конечно, облегчают череп, но это может иметь значение, по-видимому, только для крупных форм, у которых они хорошо развиты.

Терапсиды, более эволюционно продвинутые зверообразные рептилии, появившиеся в перми и продолжавшие процветать в триасе, по своему строению приблизились к млекопитающим намного сильнее. Височное окно у них обычно сильно расширяется в направлении верхней части черепа; отверстия обеих сторон в некоторых случаях почти встречаются наверху, так что между ними остается лишь узкая полоска прежней теменной поверхности. Ниже височного окна остается только скуловая дуга (*arcus zygomaticus*), часто узкая, образованная скуловой и чешуйчатой костями (рис. 176). Перемычка между глазницей и височным отверстием исчезла у некоторых высокоразвитых терапсид и отсутствует у примитивных млекопитающих; ее верхний конец иногда сохраняется в виде отростка лобной кости. Впереди от этой зоны верхнечелюстная кость (несущая крупные клыки) разрастается вверх, вызывая уменьшение слезной кости. Две наружные ноздри сближаются у средней линии черепа, образуя в кости (как и у черепах) единое отверстие. Некоторые элементы постепенно редуцируются и у вполне сформировавшихся млекопитающих утрачены; речь идет о *septomaxillare*, предлобной, заднелобной, заглазничной, надвисочной и квадратноскуловой костях. Исходно парные заднетеменные кости образуют у терапсид небольшой срединный элемент; он сохраняется у млекопитающих, но у большинства взрослых животных срастается с затылочными костями (как, по-видимому, и табличные кости; см. рис. 183).

Примитивный тип черепной крыши млекопитающих в основном сохранился у собаки (рис. 177, Г; 178, Г). Однако отдельные группы этого класса во многом различаются пропорциями и расположением частей черепа, главным образом покровных костей. Перемычка позади глазницы, утраченная у предковых форм, восстановилась в нескольких группах, а у высших приматов между глазницей и височным окном развилась полная, заходящая глубоко костная стенка. У некоторых форм (в частности, среди насекомоядных и неполнозубых) скуловая дуга бывает неполной. Лицевой отдел сильно удлиннен у насекомоядных, а особенно — у питающихся муравьями видов нескольких отрядов; вместе с тем, у высших приматов он укорочен и, так сказать, втянут под разросшуюся мозговую коробку. У форм с гибким рылом (как у тапиров) или хоботом (как у слонов), а также сирен и китов наружное отверстие ноздрей бывает сдвинуто назад по крыше лицевого отдела. У китообразных такое «дыхало» находится на вершине черепа; носовая область сместилась назад, а затылочные кости вперед, так что прежняя крыша с поверхности черепа практически



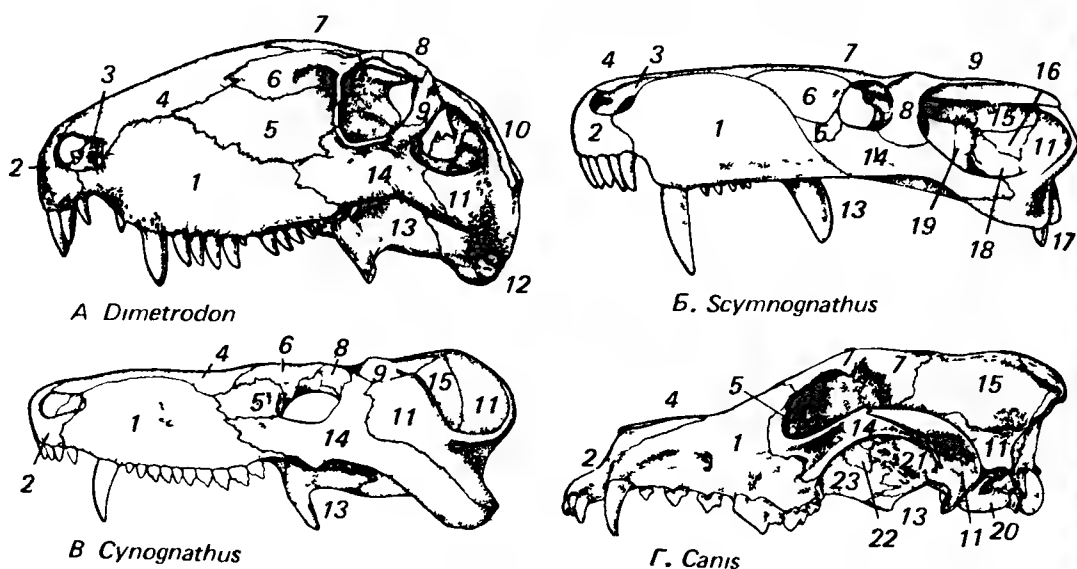


Рис. 1. Черепы сбоку. Показана эволюция черепа млекопитающих. А. Примитивный раннепермский предок млекопитающих (пеликозавр). Б. Позднепермская терапсид. В. Прогрессивная триасовая терапсид. Г. Собака. 1 — maxillare; 2 — premaxillare; 3 — septomaxillare; 4 — nasale; 5 — lacrimale; 6 — prefrontale; 7 — frontale; 8 — postfrontale; 9 — postorbitale; 10 — supratemporale; 11 — squamosum; 12 — quadratum; 13 — pterygoideum; 14 — jugale; 15 — parietale; 16 — postparietale; 17 — quadratojugale; 18 — supraoccipitale; 19 — epipterygoideum; 20 — слуховой барабан; 21 — alisphenoidum; 22 — presphenoidum; 23 — palatinum (Б — по Watson; В — по Broili, Schroeder)

исчезла. (У некоторых китов череп еще больше усложнен в связи с асимметрией!) У грызунов сильно развиты жевательные мышцы (т. 1, с. 353), и сбоку лицевой части может находиться глубокая выемка, в которой они начинаются, а канал, ведущий из глазницы вперед к рылу, иногда превращается в крупное окно для их размещения. Внутри любой группы у мелких животных мозг относительно велик, и в результате дорсальная поверхность черепа выглядит вздутой. У более крупных видов или пород домашних животных с относительно меньшим мозгом, но мощными височными мышцами, как правило, образуется срединный продольный сагиттальный гребень (*crista sagittalis*) для их крепления (у собак можно видеть его типичные размерные вариации). По заднему краю крыши может формироваться поперечный выйный гребень (*crista nuchalis*) для мышц и связок, поддерживающих голову. Высокая куполообразная крыша черепа слона объясняется в основном не увеличением мозга (в ней сильно развиты воздушные синусы), а потребностью в широкой поверхности для прикрепления шейных мышц и связок, поддерживающих тяжелую голову с бивнями.

**ИСТОРИЯ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ — НЕБНЫЙ КОМПЛЕКС** (рис. 179—181). Строение неба ранних тетрапод относительно мало изменяется у примитивных рептилий, в частности у котилозавров, и даже у пеликозавров. Сохраняются четыре покровных компонента — сужающиеся между хоанами сошники, небные кости, маленькие остатки наружных крыловидных костей и крыловидные кости, простирающиеся по-прежнему вдоль большей части длины неба. На крыловидной кости развивается крупный боковой выступ, первоначально —

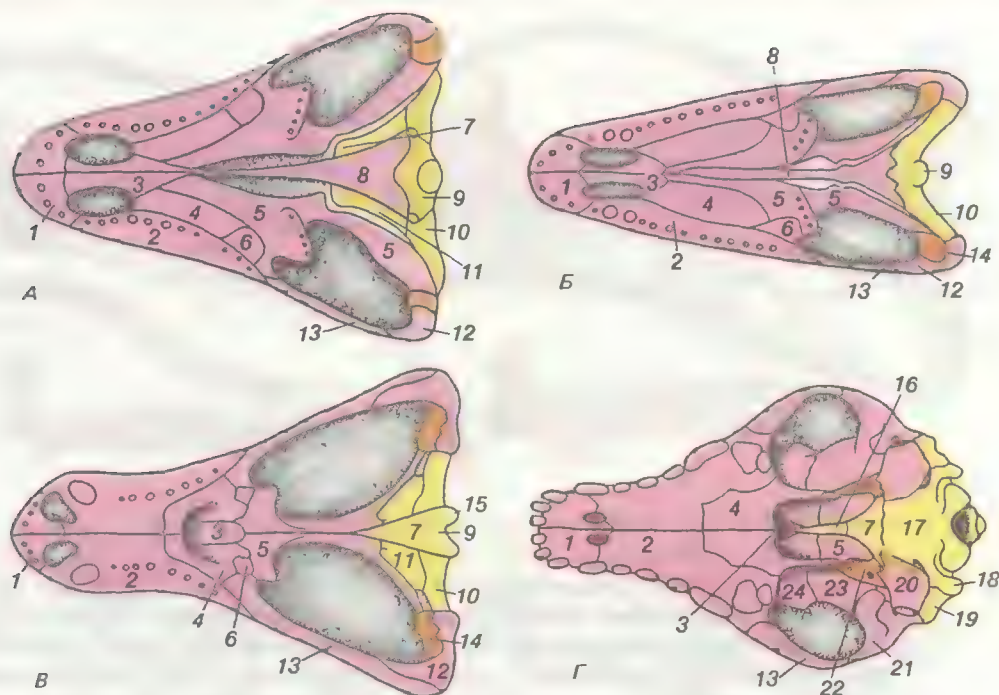
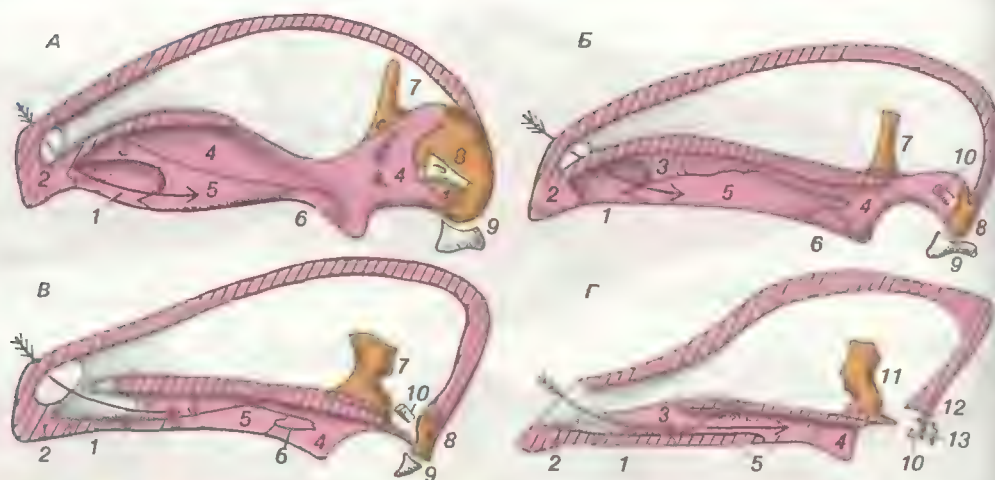


Рис. 179. Схемы, показывающие эволюцию нёба млекопитающих (вид снизу). А. Родоначальник рептилий (котилозавр). Б. Прimitивная зверообразная рептилия (пеликозавр). В. Продвину́тая зверообразная рептилия (терапсид). Г. Плацентарное млекопитающее. К числу главных изменений следует отнести 1) образование вторичного нёба; 2) срастание элементов нёба с мозговой коробкой посередине длины черепа; 3) редукцию крыловидной и квадратной костей и выход последней из состава черепа. Цвета, как на рис. 167. Стадии Б — Г проиллюстрированы конкретными формами на рис. 181. 1 — premaxillare; 2 — maxillare; 3 — vomer; 4 — palatinum; 5 — pterygoideum; 6 — ectopterygoideum; 7 — basisphenoideum; 8 — parasphenoideum; 9 — basioccipitale; 10 — opisthoticum; 11 — prooticum; 12 — quadratojugale; 13 — jugale; 14 — quadratum; 15 — exoccipitale; 16 — presphenoideum; 17 — occipitale; 18 — околозатылочный отросток; 19 — perioticum; 20 — слуховой барабан; 21 — squamosum; 22 — alisphenoideum; 23 — parietale; 24 — frontale.

с зубами. Сохраняются две замещающие кости нёбного комплекса. Верхнекрыловидная кость по-прежнему образует подвижное базальное сочленение с мозговой коробкой и дает вверх в направлении крыши черепа стержневидный отросток. Квадратная кость остается крупной и не только образует сочленение с нижней челюстью, но и простирается далеко вперед вдоль внутренней поверхности крыловидной кости.

Однако ряд преобразований нёба у терапсид уже приближает его строение к типичному для млекопитающих. В передней части главным изменением является постепенное развитие вторичного нёба. Предчелюстные, верхнечелюстные и далее назад небные кости загибаются вентральным краем к средней линии и смыкаются, образуя длинную «полку», расположенную ниже первичной крыши ротовой полости. Так возникают ходы, по которым воздух перед тем как попасть в «рот» проходит далеко назад от исходного местонахождения внутренних ноздрей. Первично парные сошники сливаются в единый элемент (они сохраняют свое положение в первичной крыше ротовой полости и поэтому

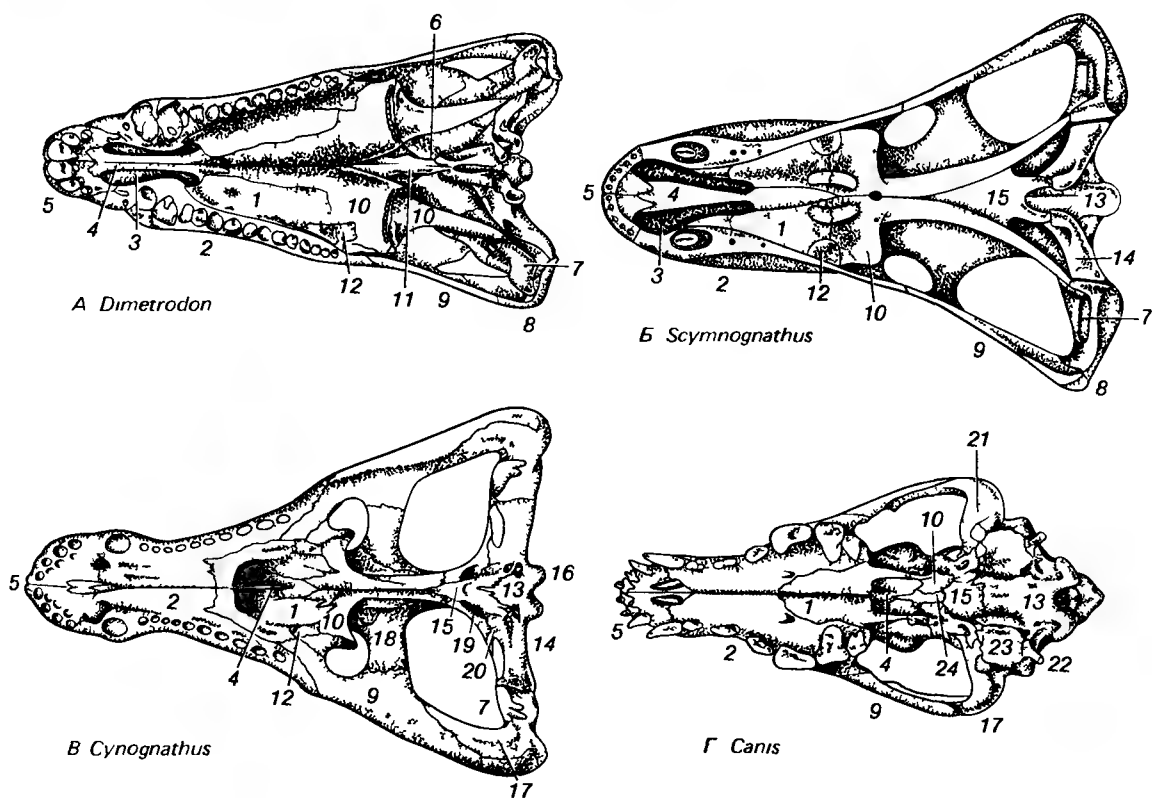


**Рис. 180.** Схемы, показывающие эволюцию элементов нёба и слуховых косточек от примитивных рептилий до млекопитающих. Представлены продольные вертикальные разрезы черепов; кости крыши черепа и нёба изображены так, будто они разрезаны чуть правее средней линии (заштрихованные участки). Левая половина черепа и вся мозговая коробка удалены, так что правые элементы нёба видны с медиальной стороны. Кроме того, изображены стремя и сочленовная кость нижней челюсти, чтобы показать эволюцию слуховых косточек. А. Примитивный пеликозавр (*Dimetrodon*). Б. Примитивная терапсида. В. Продвинутой зверообразная рептилия. Г. Млекопитающее. На А и Б поступающий воздух (стрелка) входит в ротовую полость прямо через расположенные спереди внутренние ноздри; на В и Г развито вторичное нёбо и имеет место некоторая редукция первичного нёба. На А нёбо подвижно сочленяется с мозговой коробкой посредством углубления в верхнекрыловидной кости; на Б нёбо становится неподвижно прикрепленным к мозговой коробке; верхнекрыловидная кость теряет свою исходную функцию, но сохраняется в качестве крылоклиновидной кости у млекопитающих. На Б — Г крыловидная кость редуцируется; квадратная и сочленовная, образующие сустав между верхней и нижней челюстями, уменьшаются в размерах и теряют свою исходную функцию, но сохраняются в качестве слуховых косточек. 1 — maxillare; 2 — premaxillare; 3 — vomer; 4 — pterygoideum; 5 — palatinum; 6 — ectopterygoideum; 7 — epipterygoideum; 8 — quadratum; 9 — articulare; 10 — stapes; 11 — alisphenoideum = epipterygoideum; 12 — incus = quadratum; 13 — malleus = articulare. Цвета, как на рис. 167.

почти не видны, если смотреть снизу). Они участвуют в формировании дна под клинообонятельной областью и в дальнейшем образуют перегородку между двумя носовыми полостями. Вторичное костное нёбо продолжается сзади складкой кожи — «мягким нёбом» (рис. 231). Появление вторичного нёба у зверообразных рептилий и млекопитающих, возможно, во многом связано с приобретением постоянной температуры тела; оно способствует поддержанию непрерывного дыхания, когда рот занят пережевыванием пищи. Птицы тоже имеют постоянную температуру тела и должны дышать непрерывно, но они пищу не пережевывают.

В линии млекопитающих, как и у многих низших тетрапод, подвижное сочленение нёба и мозговой коробки утрачивается (рис. 176), а крыловидная и верхнекрыловидная кости прирастают к клиновидному отделу черепа. При этом ранее крупные крыловидные элементы сильно уменьшаются. Боковой выступ на нёбе исчезает (и вместе с ним маленькая наружная крыловидная кость), а задняя ветвь крыловидной кости, когда-то вытянутая назад и наружу к квадратной кости, постепенно сокращается. У млекопитающих крыловидные





Ряд черепов (вид снизу), показывающий эволюцию неба млекопитающих

А Примитивный раннепермский пеликозавр, Б Позднепермская терапсида В Продвинутая триасовая терапсида Г Собака Главные изменения включают образование вторичного неба (В и Г) утрату подвижного базального сочленения и срастание мозговой коробки и неба (Б — Г), редукцию крыловидной кости, выход квадратной кости из состава черепа и образование нового челюстного сустава (Г) появление слухового барабана (Г) 1 — palatinum, 2 — maxillare, 3 — внутренняя ноздря 4 — vomer 5 — premaxillare 6 — базальное сочленение неба и мозговой коробки, 7 — quadratum 8 — quadratojugale, 9 — jugale 10 — pterygoideum, 11 — parasphenoideum 12 — ectopterygoideum 13 — basioccipitale, 14 — opisthoticum 15 — basisphenoideum 16 — exoccipitale 17 — squamosum 18 — postorbitale, 19 — epipterygoideum, 20 — prooticum 21 — сочленовная ямка 22 — околозатылочный отросток, 23 — слуховой барабан 24 — presphenoideum

элементы представляют собой небольшие направленные вниз костные крылышки под клиновидным отделом мозговой коробки (с которым они обычно срастаются), образующие боковые стенки заднего конца воздушного хода.

Исходные замещающие элементы неба у млекопитающих заметно изменились и больше не участвуют в формировании небных структур. Возник новый челюстной сустав, со стороны черепа сочленовная ямка (fossa glenoidalis) образована чешуйчатой костью, и квадратная кость, таким образом, утратила прежнее значение. Уже у терапсид она была маленькой и довольно свободно связанной с другими костями, а у млекопитающих полностью отделилась от черепа и присутствует в виде крошечной слуховой косточки. После сращения неба с мозговой коробкой верхнекрыловидная кость в основном утратила свою прежнюю функцию. Ранее она образовывала углубление для базиптеригоидного отростка мозговой коробки и несла вертикальный отросток, восходящий



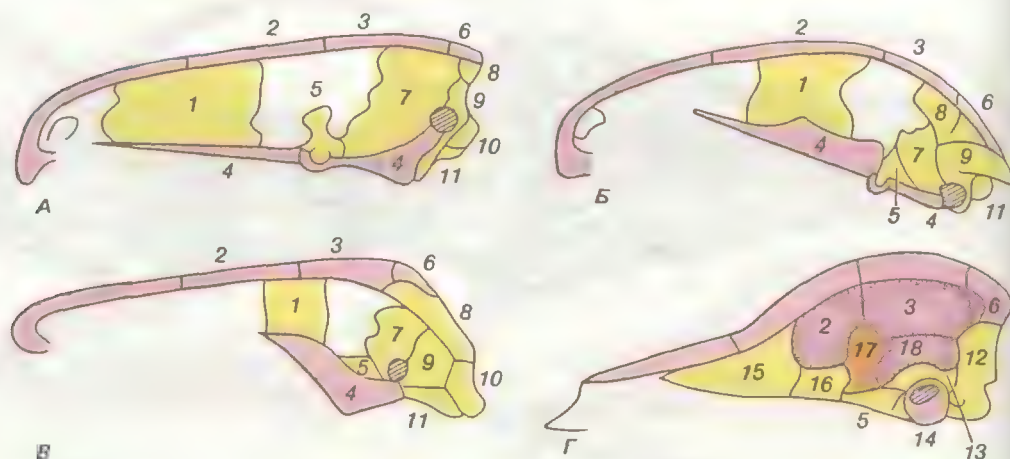


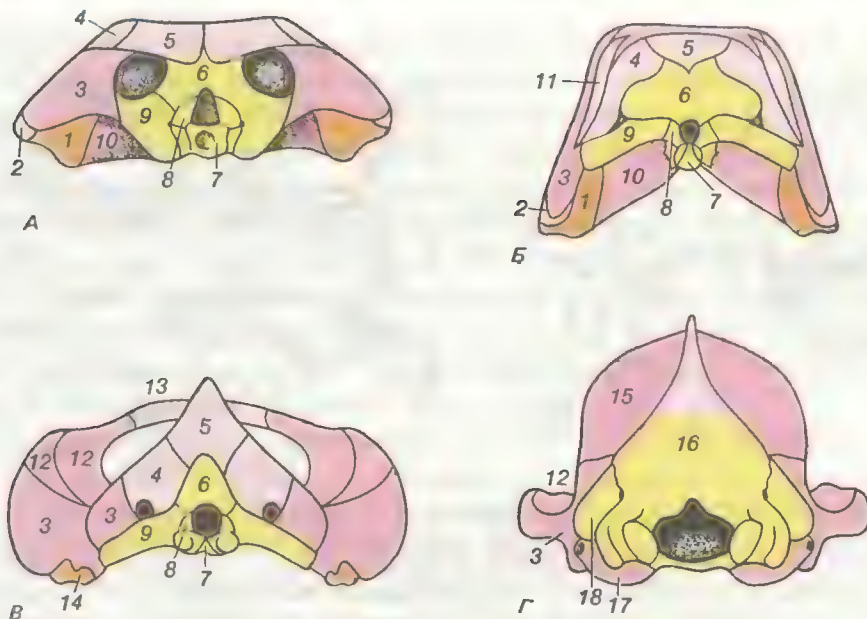
Рис. 187. Схемы, показывающие эволюцию мозговой коробки млекопитающих. А. Прimitивная рептилия (котилозавр). Б. Прimitивная зверообразная рептилия (пеликозавр). В. Продвинутая зверообразная рептилия (терапсида). Г. Плацентарное млекопитающее. Цвета, как на рис. 167. К числу главных изменений следует отнести 1) образование в переднем отделе черепа переднеклиновидной кости из клинообонятельной, а у некоторых млекопитающих — появление еще и срединной обонятельной; 2) исчезновение парасфеноида; 3) дополнение мозговой коробки крылоклиновидной костью в результате преобразования верхнекрыловидной кости верхней челюсти; 4) слияние ушных элементов в околушную кость; 5) добавление одного или двух барабанных элементов; 6) срастание затылочных и заднетеменных элементов в единую затылочную кость. Во всех представленных случаях, за исключением млекопитающих, головной мозг располагается только в задней части полости черепа (по существу между ушными и затылочными элементами), а клинообонятельная кость служит только для прохождения самых передних нервов. При увеличенном головном мозге млекопитающих в образование вместилища для мозга вовлекаются не только клинообонятельная и верхнекрыловидная кости (в качестве переднеклиновидной и крылоклиновидной), но также выросты (выделены точками) лобной, теменной, заднетеменной и чешуйчатой костей: 1 — sphenethmoideum; 2 — frontale; 3 — parietale; 4 — parasphenoideum; 5 — basisphenoideum; 6 — postparietale; 7 — prooticum; 8 — supraoccipitale; 9 — opisthoticum; 10 — exoccipitale; 11 — basioccipitale; 12 — occipitale; 13 — perioticum; 14 — слуховой барабан; 15 — mesethmoideum; 16 — presphenoideum; 17 — alisphenoideum; 18 — squamosum.

сбоку от последней к крыше черепа. У млекопитающих этот отросток врос в стенку мозговой коробки в виде крылоклиновидной кости (см. т. 1, с. 296).

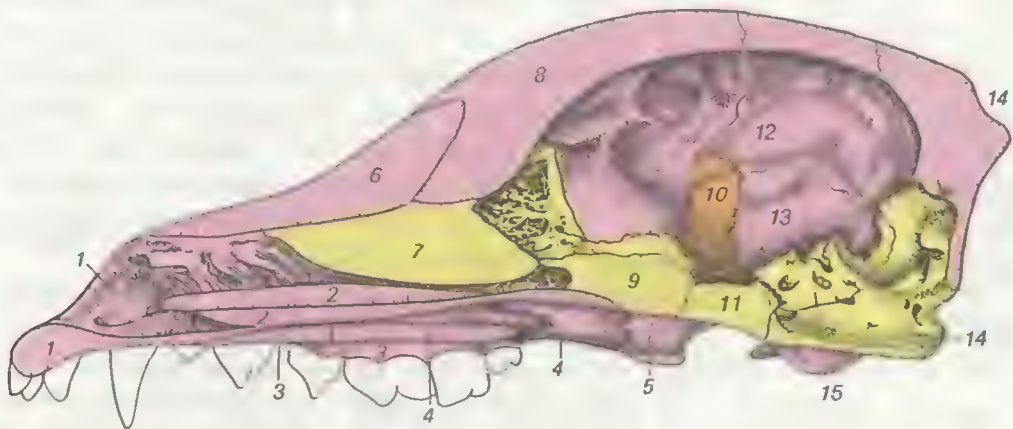
#### ИСТОРИЯ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ — МОЗГОВАЯ КОРОБКА (рис. 182, 183).

У ранних рептилий в основном сохраняется описанное выше строение мозговой коробки примитивных амфибий — с кольцом затылочных костей, передне- и заднеушными, основной клиновидной и, спереди, трубчатой клинообонятельными костями. Все они подстилаются покровным парасфеноидом. Однако в целом мозговая коробка несколько выше и уже. Промежуток между глазницами сужен, их медиальные стенки в этом месте (часто неполные у ранних амфибий) окостеневают редко. Между слуховым отделом (сзади) и клинообонятельной костью (спереди) большая часть глазничного отдела по высоте представлена лишь перепончатой перегородкой; почти весь мозг лежит позади этой зоны.

У зверообразных рептилий элементы мозговой коробки те же, что и у более ранних представителей класса, но при переходе к млекопитающим в ней произошли значительные изменения, отчасти связанные с увеличением мозга



**Рис. 183.** Схемы, показывающие эволюцию затылка от рептилий до млекопитающих. Цвета, как на рис. 167 и 174. А. Прimitивная рептилия, в общем похожая на примитивное четвероногое. Б. Прimitивная зверообразная рептилия (пеликозавр). В. Продвину́тая зверообразная рептилия (терапсиды); заднетеменная и табличные кости находятся на затылочной поверхности; мышелок двойной. Г. Млекопитающее; затылочные, заднетеменные и (под вопросом) табличные элементы сращены в единую затылочную кость. 1 — quadratum; 2 — quadratojugale; 3 — squamosum; 4 — tabulare; 5 — postparietale; 6 — supraoccipitale; 7 — basioccipitale; 8 — exoccipitale; 9 — opisthoticum; 10 — pterygoideum; 11 — supratemporale; 12 — jugale; 13 — postorbitale; 14 — quadratum + quadratojugale; 15 — parietale; 16 — occipitale; 17 — слуховой барабан; 18 — perioticum (включающая mastoideum).



**Рис. 184.** Сагиттальный разрез черепа собаки. Цвета, как на рис. 167. Косой пунктирной штриховкой выделены срезы костей. Следует обратить внимание, что большая часть костной оболочки мозговой полости происходит из покровных элементов (8, 12, 13) и даже часть затылочной кости имеет в эмбриогенезе покровное происхождение. 1 — premaxillare; 2 — vomer; 3 — maxillare; 4 — palatinum; 5 — pterygoideum; 6 — nasale; 7 — mesethmoideum; 8 — frontale; 9 — presphenoideum; 10 — alisphenoideum; 11 — basisphenoideum; 12 — parietale; 13 — squamosum; 14 — occipitale; 15 — perioticum.

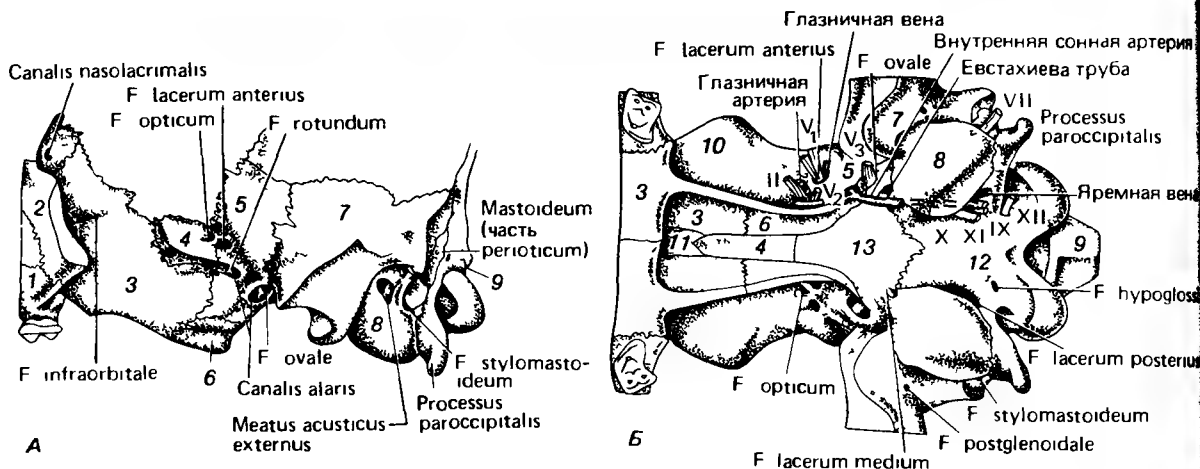


рис. 184. Мозговая коробка собаки. А Вид сбоку. Б. Вид снизу. Показаны отверстия в основании мозговой коробки. На Б изображены главные нервы, прохождение внутренней сонной артерии, ее небной ветви и яремная вена. 1 — maxillare; 2 — jugale, 3 — palatinum; 4 — presphenoideum; 5 — alisphenoideum; 6 — pterygoideum; 7 — squamosum; 8 — слуховой барабан; 9 — occipitale; 10 — frontale; 11 — vomer, 12 — basioccipitale, 13 — basisphenoideum.

(рис. 184, 185). Затылочный отдел в основном такой же, как у примитивных рептилий, но одиночный мышелок разделился, превратившись в парный. У взрослых млекопитающих элементы этого отдела обычно сливаются в единую затылочную кость (occipitale), хотя у зародышей различимы центры окостенения всех четырех первичных элементов. Сверху к затылочной кости обычно добавляются покровные центры окостенения, по-видимому, остатки заднетеменных и (под вопросом) табличных костей предковой крыши черепа.

Слуховая капсула, как уже говорилось, первоначально формируется двумя центрами окостенения — передне- и заднеушным. Однако млекопитающие имеют здесь различное число центров, которые во взрослом состоянии сливаются в одну околушную кость (perioticum). У рептилий слуховая капсула занимает в боковой стенке мозговой коробки относительно много места, а у млекопитающих она, напротив, относительно мала и сдвинута по ней далеко вниз. Большая часть капсулы глубоко погружена под поверхность черепа, но ее задний конец может выступать наружу в виде сосцевидного отростка (processus mastoideus); к нему сзади и медиально часто прилегает околозатылочный отросток (processus paroccipitalis) затылочной кости.

У большинства млекопитающих в слуховом отделе черепа возникает новообразование в виде слухового барабана (bulla tympani) (рис. 181, Г; 185). Непосредственно снаружи от околушной кости лежит полость среднего уха, в которой находятся три крошечные нежные слуховые косточки. От внешней среды полость среднего уха отделена барабанной перепонкой (т. 2, с. 239). У древнейших млекопитающих, как и у большинства современных сумчатых, среднее ухо не имело костной защиты от внешних повреждений; у большинства плацентарных ее обеспечивает появление капсулы в виде барабана. Обычно здесь имеется барабанная кость (tympanicum), первично представляющая собой простое костное кольцо вокруг барабанной перепонки, но в ряде случаев разрастающаяся и образующая весь барабан или его часть. Эмбриологические

данные свидетельствуют о том, что эта кость покровная и (в противоположность первому впечатлению) возникла из угловой кости нижней челюсти рептилий, расположенной у них рядом с барабанной перепонкой (см. рис. 193). У многих млекопитающих образуется еще **внутренняя барабанная кость** (*entotympanicum*), которая окружает полость среднего уха и сливается у взрослых особей с барабанной с образованием составного барабана. Эта кость формируется в хряще, однако сам хрящ не входил в состав первичного черепа тетрапод, т. е. речь идет об исключительном для черепа добавлении нового элемента. Околоушная кость и барабан у некоторых форм остаются отдельными, а у других сливаются друг с другом и прилежащей чешуйчатой костью крыши черепа в составную **височную кость** (*temporale*).

Основная клиновидная кость образует дно мозговой коробки в области гипофиза. Во многих случаях ее слияние с соседними крылоклиновидной, крыловидной, переднеклиновидной и глазоклиновидной костями дает составной (хотя и не крупный) элемент, называемый **клиновидной костью** (*sphenoideum*). Парасфеноид, прикрывавший дно мозговой коробки у нижестоящих форм, у млекопитающих как отдельное окостенение исчез; представлен он или нет в составе клиновидной кости — вопрос спорный.

Клинообонятельная кость низших тетрапод сохраняется у млекопитающих спереди от основной клиновидной в качестве **переднеклиновидной** (*presphenoideum*); ее боковые части, находящиеся в стенках глазниц, иногда отделены и называются **глазоклиновидными костями** (*orbitosphenoidea*), но по существу они вместе образуют единую структуру. У некоторых млекопитающих, включая различные примитивные формы и оба главных отряда копытных, переднеклиновидная кость является самой передней частью мозговой коробки, однако в других отрядах, в частности у приматов, грызунов и хищных, перед ней находится новое окостенение — **срединная обонятельная кость** (*mesethmoideum*). Когда присутствуют обе кости, переднеклиновидная занимает лишь переднюю часть дна мозговой коробки, входя в состав крыши хоан и (в качестве своей глазоклиновидной части) стенки глазницы, спереди от крылоклиновидной. У млекопитающих обонятельные мешки распространились назад, так что отделяются от увеличенной полости черепа только поперечной костной перегородкой — **продырявленной пластинкой** (*lamina cribrosa*), через перфорации которой проходят пучки волокон обонятельного нерва. **Срединная обонятельная кость** (когда она присутствует) формируется в этой области и простирается вперед в качестве срединной перегородки между двумя носовыми полостями. На костях их стенок (верхнечелюстной, носовой и срединной обонятельной) развиваются различные костные или хрящевые **завитки**, или **раковины** (*turbinalia s. conchae*), представляющие собой первичную обонятельную капсулу. Покрытые слизистой оболочкой, они увеличивают поверхность носовых ходов (т. 2, с. 207).

Рассмотренные выше кости составляют полный список элементов, образующихся в собственно мозговой коробке. Однако у типичных млекопитающих (рис. 184) они составляют в основном лишь дно и заднюю стенку полости черепа. Мозг здесь увеличился до таких размеров, что собственно мозговая коробка, так сказать, не поспевала за его ростом, и большая часть окружающих его костных стенок у взрослого плацентарного млекопитающего сформировалась из других частей черепа.

У ранних рептилий теменные и лобные кости формировали широкую крышу



над мозговым отделом. С развитием височных окон, их поверхность сильно уменьшилась (рис. 176, А). Однако эти кости имели тенденцию к образованию выступов, направленных вниз вдоль стенок полости черепа под челюстными мышцами. У млекопитающих при сильном увеличении мозга (рис. 176, В) эти выступы сильно разрослись, распространившись над вздувшейся поверхностью мозга в стороны и образовав значительную часть крыши и боковых стенок мозговой коробки; боковая кость покровной крыши — чешуйчатая — тоже участвует в образовании вторичного покрытия мозга. Эти новые продолжения элементов покровной крыши выглядят как части первичной поверхности черепа, однако ими не являются. Они лежат глубже височных мышц смыкающих челюсти, а первичная крыша черепа находилась от челюстных мышц снаружи. Верхние границы прикрепления височных мышц с каждой стороны отмечены височными линиями (*lineae temporales*), которые сзади могут сливаться в сагиттальный гребень (рис. 177, Г). Первичную поверхность черепа представляет только та часть лобных и теменных костей, которая лежит между этими линиями или которая образует сагиттальный гребень; остальная их поверхность — новое, глубже залегающее разрастание. Если не вдумываться, можно считать скуловые дуги внешними атрибутами черепа как такового, вроде ручек у кувшина. Однако все обстоит как раз наоборот. Дуги — последние остатки прежних боковых стенок черепа; цельная «мозговая коробка» — это в основном новообразование, лежащее глубже челюстных мышц.

Чтобы заполнить «брешь» в стенке разрастающейся мозговой коробки, добавился еще один элемент: в виде крылоклиновидной (*alisphenoideum*) в нее была включена верхнекрыловидная кость (рис. 180, Г; 182; 184). Мы отмечаем отсутствие окостенения мозговой коробки рептилий между глазницами. У них верхнекрыловидная кость напоминает вертикальный стержень, который как часть верхней челюсти лежит снаружи от этой неокостеневшей зоны. У терапсид этот стержень расширился до пластинки, по-прежнему находящейся снаружи от мозговой коробки, а у млекопитающих эта кость вошла в ее стенку, заполнив брешь над основной клиновидной костью, и так прочно срослась с последней, что (как подразумевает новое название) внешне выглядит крылом составного клиновидного элемента.

В результате костная капсула, окружающая мозг млекопитающих, представляет собой сложное образование. Исходная мозговая коробка формирует в основном ее дно; покровные элементы и крылоклиновидная кость участвуют в построении стенок и крыши этой разросшейся конструкции.

**ОТВЕРСТИЯ В МОЗГОВОЙ КОРОБКЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ** (рис. 185). Мы уже перечисляли различные отверстия для нервов и сосудов в мозговой коробке примитивных тетрапод. Для млекопитающих стоит повторить весь этот обзор, потому что, хотя многие отверстия у них те же, номенклатура (к сожалению) отличается. Кроме того, включение крылоклиновидной кости и слухового барабана в мозговую коробку значительно изменило ее структуру.

Обонятельные нервы млекопитающих состоят из множества тонких пучков, которые пронизывают обонятельную кость, превращая ее в ситовидную продырявленную пластинку. Зрительный нерв обычно входит в полость черепа через **зрительное отверстие** (*foramen opticum*) в глазоклиновидной кости.

У ранних рептилий позади обонятельного отдела вплоть до слуховой капсулы мозговая коробка была открыта с боков для прохождения нервов (III—

VI). Включение в ее стенку крылоклиновидной кости изменило картину. Перед этой костью находится крупное переднее рваное отверстие (*foramen lacerum anterius*) — клиновидная, или глазничная, щель; круглое (*foramen rotundum*) и овальное (*foramen ovale*) отверстия обычно пронизывают саму кость, а у ее заднего края лежит среднее рваное отверстие (*foramen lacerum medium*), с которым может сливаться овальное. Обычно нервы глазных мышц и самая передняя ветвь тройничного нерва проходят через переднее рваное отверстие, верхнечелюстная и нижнечелюстная ветви тройничного нерва — через круглое и овальное отверстия; среднее рваное отверстие не содержит главных нервов, но через него или рядом с ним в мозговую коробку входит внутренняя сонная артерия.

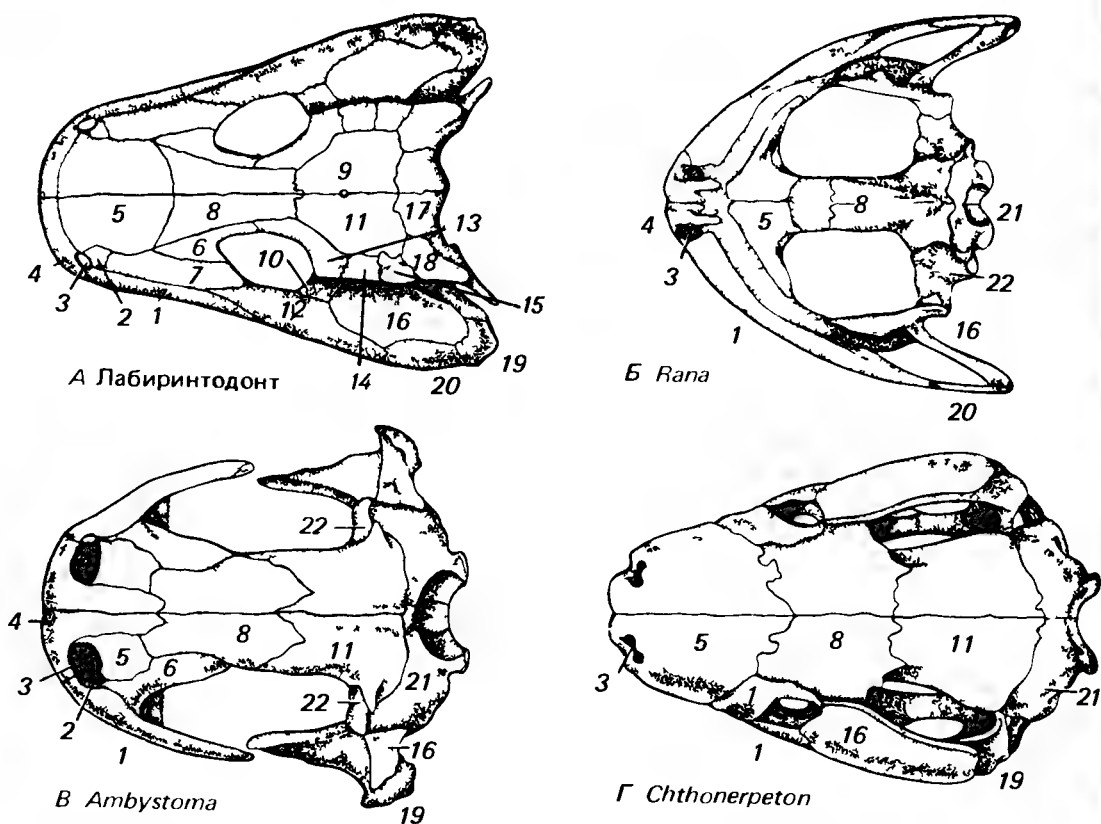
VII и VIII нервы входят в слуховую капсулу из полости черепа через внутренний слуховой проход (*meatus acusticus internus*). Первый из них первоначально выходил на поверхность у передней оконечности слуховой капсулы, однако у млекопитающих в связи со сложным строением среднего уха он выходит позади барабана через шиловидно-сосцевидное отверстие (*foramen stylomastoideum*). Здесь же в промежутке между слуховым и затылочным отделами находится заднее рваное (*foramen lacerum posterius*), или яремное (*foramen jugulare*), отверстие, через которое проходят IX, X и XI нервы и внутренняя яремная вена, собирающая кровь от головы. XII нерв обычно проходит через отдельное, иногда множественное, подъязычное отверстие (*foramen hypoglossi*) в дне затылка.

Слуховой барабан прободен наружным слуховым проходом (*meatus acusticus externus*), ведущим снаружи к барабанной перепонке, а также отверстием на своем переднем конце для слуховой, или евстахиевой, трубы, идущей из глотки. Внутренняя сонная артерия первоначально проходила вперед по нижней стороне черепа мимо среднего уха. У большинства млекопитающих эта область перекрыта барабаном, и артерия тянется вперед под ним по сонному каналу (*canalis caroticus*) почти до того места, где она входит в мозговую коробку. Рядом с этим местом может находиться алисфеноидный, или крыловой, канал (*canalis alaris*), пропускающий ветвь данной артерии вперед к нёбу.

В число не связанных с мозговой коробкой отверстий и каналов черепа могут входить: резцовое отверстие (*foramen incisivum*), находящееся у многих млекопитающих около переднего конца нёба и соединяющее ротовую полость с вомероназальным органом (т. 2, с. 209); подглазничное отверстие, иногда вытянутое в подглазничный канал (*canalis infraorbitalis*) для прохождения кровеносных сосудов и нервов из глазницы вперед к поверхности рыла; слезно-носовой канал (*canalis nasolacrimalis*) для отведения слез из глазницы в носовую полость; различные каналы в нёбе, пропускающие вперед нервы и мелкие кровеносные сосуды. У некоторых грызунов подглазничный канал сильно увеличивается для размещения разросшейся жевательной мышцы.

**КРЫША ЧЕРЕПА У ОСТАЛЬНЫХ ТЕТРАПОД** (рис. 186—188). Проследив эволюцию черепа млекопитающих, мы теперь вернемся назад и рассмотрим судьбу черепа у других тетрапод. При этом мы будем обсуждать не стадии изменения всей исходной его конструкции по отдельным группам, а как и в случае млекопитающих, проследим историю каждого из главных компонентов.

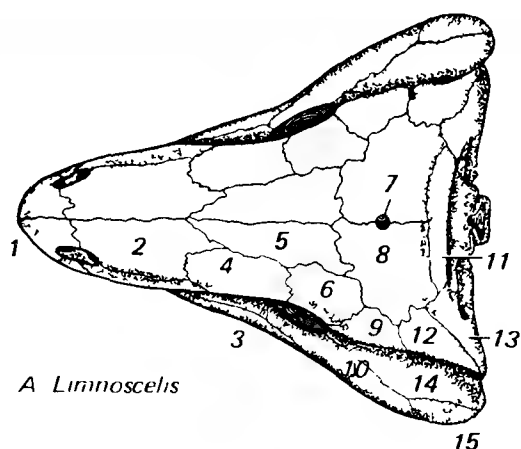
В позднейшей эволюции покровной крыши черепа наблюдаются почти исключительно одни утраты. Новые элементы развиваются крайне редко; со временем



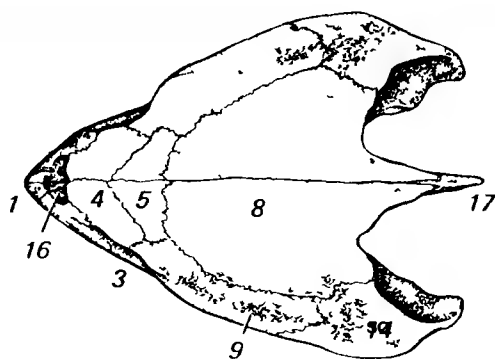
186 Черепа амфибий (вид сверху) А Прimitивный лабиринтодонт Б Лягушка В Хвостатая амфибия Г Червяга 1 — maxillare, 2 — septomaxillare, 3 — наружная ноздря, 4 — premaxillare, 5 — nasale, 6 — prefrontale, 7 — lacrimale, 8 — frontale (у бесхвостых амфибий сращена с parietale), 9 — теменное отверстие, 10 — postorbitale, 11 — parietale, 12 — jugale, 13 — postfrontale, 14 — intertemporale, 15 — supratemporale, 16 — squamosum, 17 — postparietale, 18 — tabulare, 19 — quadratum, 20 — quadratojugale, 21 — exoccipitale, 22 — prooticum (А — по Watson, Г — по Marcus)

всегда происходит более или менее выраженная редукция. Ни у одного из современных видов тетрапод предковая конструкция не сохранилась полностью, а сплошная покровная крыша осталась лишь у немногих.

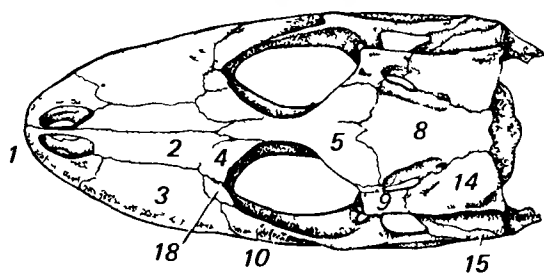
Хотя у самых различных палеозойских и раннемезозойских амфибий структура черепа изменилась еще слабо, у ныне живущих земноводных редукция крыши выражена сильнее, чем у большинства амниот. В широком и плоском черепе современной лягушки или саламандры (рис. 186, Б, В) сохранилась лишь малая доля элементов древней покровной крыши. Обычно у амфибий в нее входят предчелюстная, верхнечелюстная, носовая, лобная, теменная и чешуйчатая кости. У хвостатых амфибий присутствует также предлобная кость, а у бесхвостых — квадратноскуловая. У бесхвостых теменные кости в эмбриогенезе сливаются с лобными, а у некоторых хвостатых отсутствуют верхнечелюстные и носовые кости. Все остальные элементы исчезли, и большая часть верхней стороны головы не защищена покровными костями. У безногих амфибий (рис. 186, Г) крыша черепа сплошная, но число костей также сократилось, сплошной характер крыши, возможно, является вторичным состоянием, связанным с роющим образом жизни этих червеобразных форм.



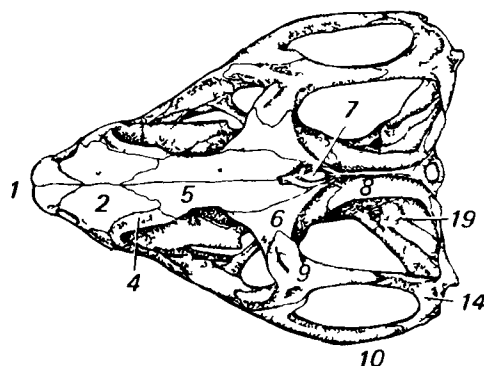
А *Limnoscelus*



Б. *Caretta*



В *Alligator*



Г. *Sphenodon*

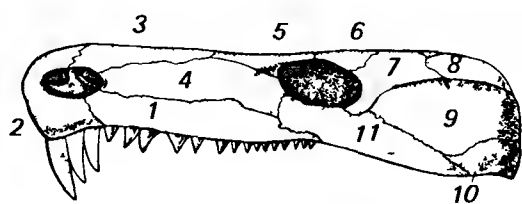
Черепя рептилий (вид сверху). А. Родоначальник рептилий из палеозоя. Б. Морская черепаха. В. Молодой аллигатор. Г. Гаттерия. 1 — premaxillare; 2 — nasale; 3 — maxillare; 4 — prefrontale; 5 — frontale; 6 — postfrontale; 7 — теменное отверстие; 8 — parietale; 9 — postorbitale; 10 — jugale; 11 — postparietale; 12 — supratemporale; 13 — tabulare; 14 — squamosum; 15 — quadratojugale; 16 — наружная ноздря; 17 — supraoccipitale; 18 — lacrimale; 19 — prooticum

Как уже отмечалось, у котилозавров<sup>1</sup>, т. е. древнейших рептилий, примитивный набор элементов крыши в общем сохранился, за исключением межвисочной кости (рис. 187, А; 188, А). Однако у более поздних пресмыкающихся (рис. 187, Б—Г; 188, Б—Е) уже произошла значительная редукция. Наиболее широко распространено исчезновение элементов височного отдела и заднего края черепа: надвисочной, табличной и заднетеменной костей; ни одна из трех не обнаружена у современных рептилий<sup>2</sup>. Такое впечатление, что у многих из них теменное отверстие «вышло из моды» — гаттерия и некоторые ящерицы его сохраняют, а у черепах, змей и крокодилов (как у птиц и млекопитающих) оно исчезло. Выше отмечалось, что архаичная ушная вырезка теряется у родоначальников рептилий, и барабанная перепонка остается «на свободе» позади щечного отдела. Однако у многих современных форм (черепах, ящериц) и примитивных архозавров вырезка для поддержания переднего края барабан-

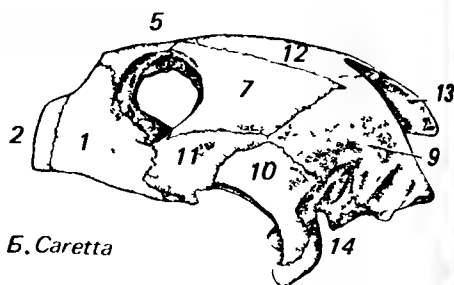
<sup>1</sup> Изображенную форму, *Limnoscelus*, сейчас некоторые авторы считают котилозавроподобным лабиринтодонтом, а не лабиринтодонтоподобным котилозавром; в любом случае речь идет об исходной для рептилии конструкции черепа.

<sup>2</sup> Предпочтительнее точка зрения, согласно которой надвисочная кость широко распространена у современных чешуйчатых рептилий (Romer, 1956). — Прим. ред.

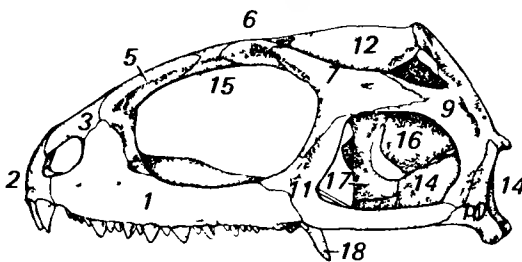




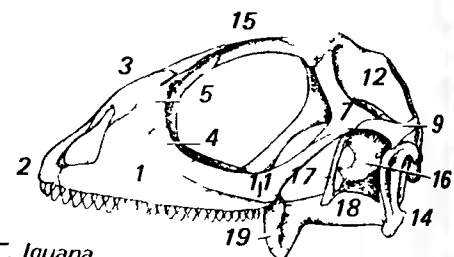
А *Limnoscelus*



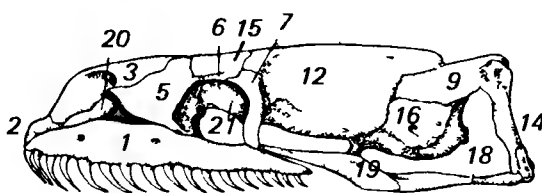
Б. *Caretta*



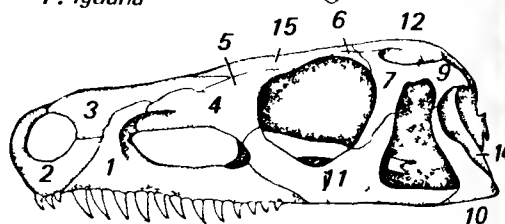
В *Sphenodon*



Г. *Iguana*



Д *Python*



Е *Euparkeria*

рис. 44. Черепы рептилий (вид сбоку). А Родоначальник рептилий из палеозоя. Б Морская черепаха. В. Гаттерия. Г. Ящерица. Д. Питон. Е. Прimitивный архозавр из той группы, от которой произошли птицы, динозавры и крокодилы. 1 — maxillare; 2 — premaxillare; 3 — nasale; 4 — lacrimale; 5 — prefrontale; 6 — postfrontale; 7 — post-orbitale; 8 — supratemporale; 9 — squamosum; 10 — quadratojugale; 11 — jugale; 12 — parietale; 13 — supraoccipitale; 14 — quadratum; 15 — frontale; 16 — prooticum; 17 — epipterygoideum; 18 — pterygoideum; 19 — ectopterygoideum; 20 — septomaxillare, 21 — laterosphenoidium. (Е — по Broom.)

ной перепонки образовалась заново в виде выемки позади щечного отдела, ограниченной разросшейся квадратной костью.

Многие важные изменения в крыше черепа рептилий связаны с развитием височных окон (*fenestrae temporales*) (рис. 44). У ранних форм и черепях наблюдается примитивное — анапсидное<sup>1</sup> — строение со сплошной крышей. Однако у большинства рептилий на щеке или виске образовалось одно или два окна. Как уже отмечалось, они важны для классификации рептилий и во многих случаях характеризуют подклассы. В диапсидном черепе два отверстия: одно — в верхней части крыши, второе — очень низко на щеке; горизонтальную костную дугу между ними образуют заглазничная и чешуйчатая кости. Чешуйчатые рептилии произошли от ранних диапсид; однако дуга, окаймляющая нижнее окно, ящерицами утрачена, так что у них осталась единственная дуга и единственное замкнутое отверстие, а у змей исчезла и верхняя перемычка, что полностью освободило щеку от покровных костей. Эта

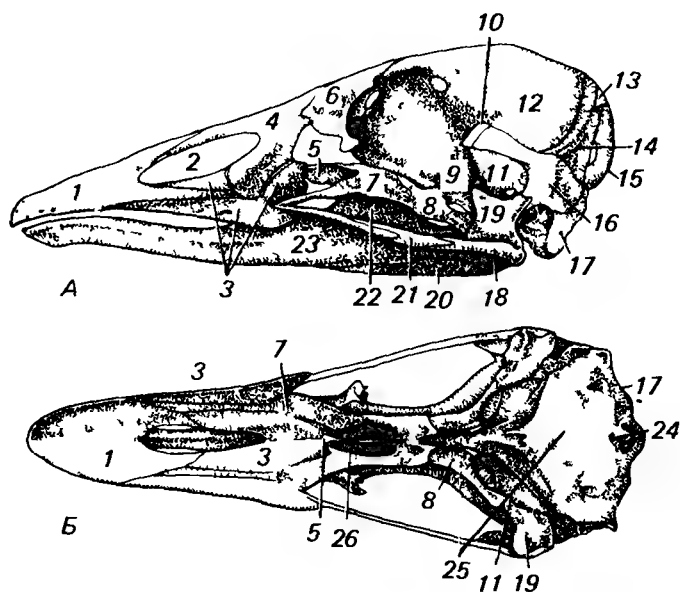
<sup>1</sup> Различные типы строения названы по дугам (*apsida* = дуга), окаймляющим окна, но обычно речь идет именно о последних.

редукция сделала квадратную кость относительно свободным элементом, особенно у змей, а челюсти — очень подвижными (полезно при заглатывании крупной добычи). У вымерших эвриапсидных рептилий единственное окно располагалось так высоко, что заглазничная и чешуйчатая кости встречались под ним; расположение единственного отверстия ниже на щеке, уже рассмотренное в связи с эволюцией черепа млекопитающих, свойственно так называемой **синапсидной** конструкции.

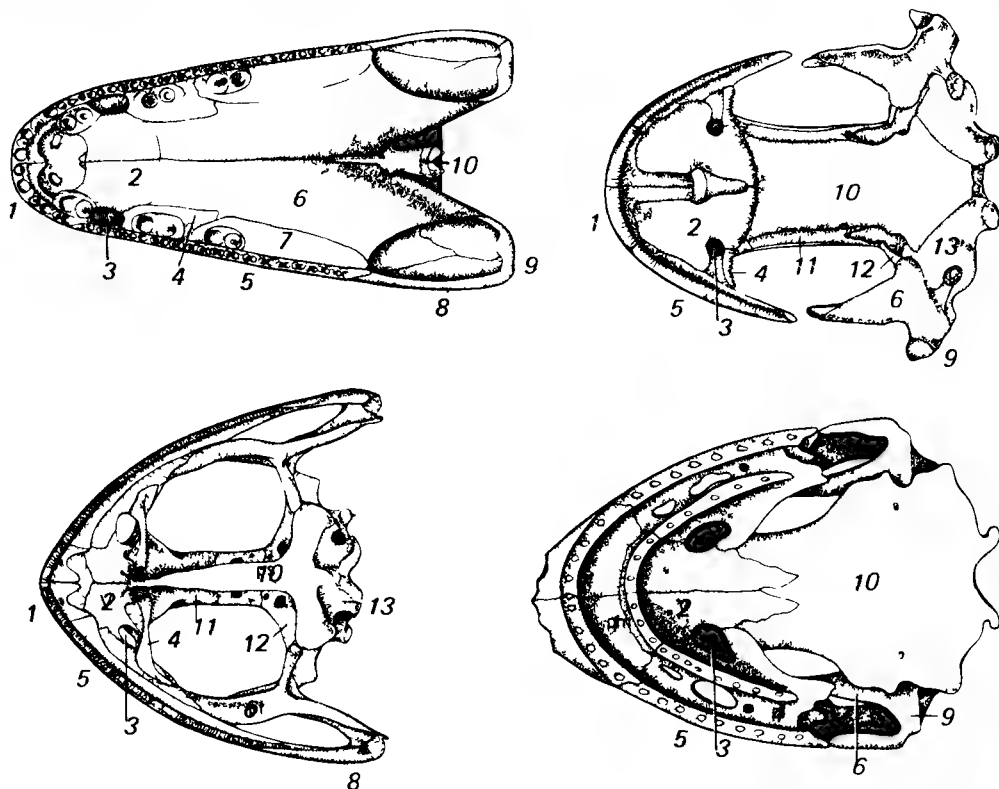
Формально черепахи (рис. 187, Б; 188, Б) являются анапсидами, потому что лишены настоящих височных отверстий. Однако у многих из них крыша черепа как бы «выедена» сзади, и теменные кости часто образуют глубокие выемки. Иногда становится выемчатым нижний край щеки. В крайних случаях весь височный отдел превращается во впадину, и покровная крыша над щечной областью от глазницы до заднего края черепа отсутствует. Заднебоковая часть черепа черепах уникальным образом специализирована в связи с размещением барабанной перепонки и элементов среднего уха.

В легком черепе птиц (рис. 189, А) элементы так прочно срослись, что большинство швов облитерировалось. Птицы произошли от архозавров, и характер покровной крыши у них по существу такой же, что и у неспециализированных представителей этой группы рептилий, однако увеличившийся мозг и крупная глазница, как бы сжали щечный отдел исходно диапсидного строения, перекладины позади глазницы и между двумя окнами исчезли.

**НЕБНЫЙ КОМПЛЕКС У ОСТАЛЬНЫХ ТЕТРАПОД** Элементы, присутствовавшие у древнейших тетрапод, в основном сохранились в небе расширенного и уплощенного черепа современных хвостатых и бесхвостых амфибий, но его конструк-

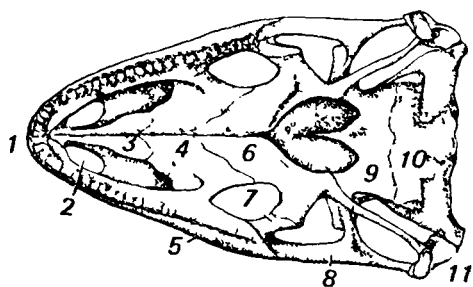


✓ Череп гуся (*Anser*) А Вид сбоку Б Вид снизу 1 — premaxillare, 2 — наружная ноздря, 3 — maxillare, 4 — nasale, 5 — vomer, 6 — prefrontale, 7 — palatinum, 8 — pterygoideum, 9 — basisphenoideum, 10 — заглазничный отросток 11 — laterosphenoideum, 12 — frontale, 13 — postparietale, 14 — parietale, 15 — supraoccipitale, 16 — squamosum, 17 — exoccipitale, 18 — quadratojugale, 19 — quadratum, 20 — angulare, 21 — jugale, 22 — supraangulare, 23 — dentale, 24 — basioccipitale, 25 — parasphenoideum, 26 — внутренняя ноздря (По Heilmann)

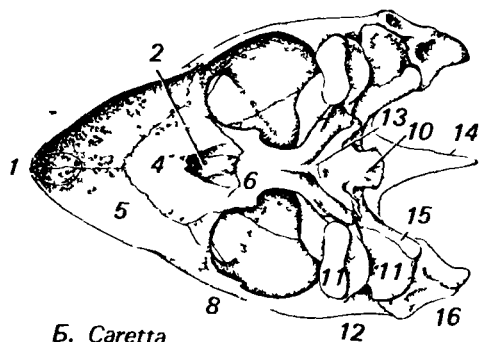


1 Небо амфибий Вверху слева Палеозойский лабиринтодонт (*Megaloccephalus*) Вверху справа Хвостатая амфибия (*Ambystoma*) Внизу слева Лягушка (*Rana*) Внизу справа Безногая амфибия (*Chthonerpeton*) 1 — premaxillare, 2 — vomer 3 — внутренняя ноздря, 4 — palatinum, 5 — maxillare, 6 — pterygoideum, 7 — ectopterygoideum 8 — quadratojugale 9 — quadratum, 10 — parasphenoid, 11 — sphenethmoid, 12 — prooticum, 13 — exoccipitale (A — по Watson, Г — по Marcus)

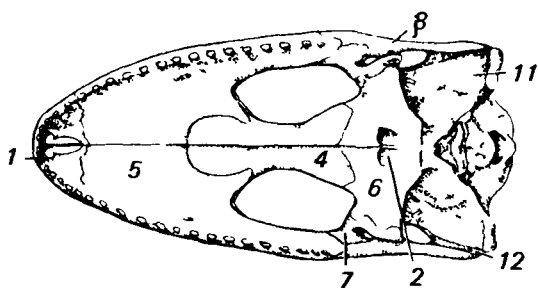
ция сильно изменилась (рис 190) Базальное сочленение потеряло свою подвижность, и в этом месте небо и мозговая коробка на некотором протяжении срослись (как и у многих вымерших амфибий) Спереди от этого участка проем между покровными костями неба и основанием мозговой коробки расширился в обширные интерптеригоидные впадины Наружная крыловидная кость отсутствует, а у хвостатых амфибий мала или также утрачена небная кость, так что латеральная часть неба слабо развита. Окостенения в эмбриональном небноквадратном хряще развиты слабо. Верхнекрыловидный элемент не окостеневаеет никогда, а квадратный у бесхвостых амфибий обычно тоже не окостеневает, а у хвостатых окостеневает не полностью; здесь, как и в других своих частях у современных амфибий скелет, несомненно, редуцирован Небо безногих имеет более компактное строение, но по существу сходно с наблюдаемым у других современных амфибий, и покровные окостенения в нем те же, что у лягушки У древнейших тетрапод ротовая щель была длинной, поэтому челюстной сустав находился далеко позади поперечной плоскости, проходящей через затылок У современных амфибий, особенно у хвостатых и безногих, челюсти сильно укорочены и челюстной сустав находится на уровне затылка или спереди от него



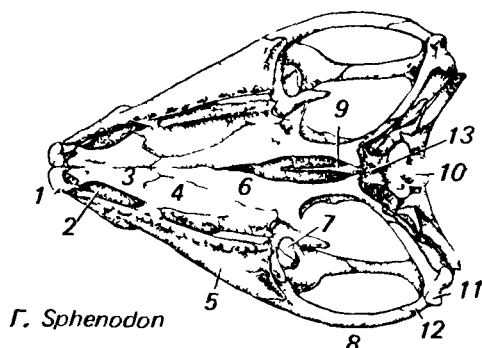
*A Iguana*



*Б. Caretta*



*В Alligator*



*Г. Sphenodon*

Небо рептилий *А* Ящерица. *Б* Морская черепаха. *В* Молодой аллигатор *Г* Гаттерия. 1 — premaxillare, 2 — внутренняя ноздря, 3 — vomer, 4 — palatinum, 5 — maxillare; 6 — pterygoideum; 7 — ectopterygoideum; 8 — jugale; 9 — parasphenoideum, 10 — basioccipitale; 11 — quadratum; 12 — quadratojugale, 13 — basisphenoideum, 14 — supraoccipitale; 15 — opisthoticum, 16 — squamosum

У рептилий (рис. 191) первичный тип нёба, как правило, сохраняется лучше, чем у амфибий; его примитивная конструкция, сложившаяся у ранних пресмыкающихся, мало изменена у гаттерии и ящериц. Крупный, часто несущий зубы боковой выступ, развившийся на крыловидной кости у древних форм, здесь сохранен. Как отмечалось ранее, квадратная кость стала у ящериц относительно свободным и подвижным элементом. У змей нёбо еще более гибкое; фактически, за исключением элементов монолитной мозговой коробки, подвижны все кости черепа.

У черепах нёбо приросло к мозговой коробке (при этом в ряде случаев исчезла верхнекрыловидная кость), причем крыловидные кости — к боковым краям ее дна, закрыв интерптеригоидные впадины; квадратная кость массивная и на большом протяжении контактирует со слуховым отделом, повышая тем самым прочность черепа. Наружная крыловидная кость утрачена. Внутренние ноздри обычно сдвинуты по крыше ротовой полости несколько назад, открываясь в глубокую впадину, которая может быть в различной степени закрыта снизу костью. Речь идет о развитии вторичного нёба, аналогичного уже описанному для млекопитающих; у изображенной на рис. 191, *Б* формы оно развито в максимальной степени.

У крокодилов подвижность нёба исчезла. Две крыловидные кости прочно соединились на средней линии под дном клиновидного отдела и приросли к мозговой коробке. Следующим значительным изменением по сравнению с при-

митивным строением является появление хорошо развитого вторичного нёба. Под первичной крышей ротовой полости верхнечелюстные, нёбные и крыловидные кости образовали вторичную костную полку. Между ней и мозговой коробкой от наружных ноздрей назад проходят ходы, открывающиеся в «ротовую» полость только над отверстием гортани. Находящийся непосредственно перед этим местом кожный клапан способен отгораживать глотку от ротовой полости, так что дыхание под водой возможно даже с открытым ртом, если над поверхностью остается кончик носа (полезная для водного хищника адаптация).

У птиц (рис. 189, Б) элементы нёба легкие и гибкие. Здесь наблюдается значительная изменчивость, но у большинства форм сошники — это маленькие косточки, расположенные в центре между крупными хоанами; наружные крыловидные и верхнекрыловидные кости утрачены, а нёбные лежат продольно по бокам от хоан и оканчиваются подвижным сочленением с мозговой коробкой. Короткие крыловидные кости расходятся от этой точки назад к квадратным, которые шарнирно присоединены к бокам мозговой коробки. У больших нелетающих птиц (палеогнат) конструкция нёба более жесткая.

**МОЗГОВАЯ КОРОБКА У ОСТАЛЬНЫХ ТЕТРАПОД.** У современных амфибий прослеживается тенденция к относительному расширению и уплощению мозговой коробки при значительной редукции степени ее окостенения. С нижней стороны она покрыта парасфеноидом, очень широким у хвостатых и безногих (рис. 190). В самой мозговой коробке остается мало окостенений. Присутствует пара боковых затылочных костей, которые могут заходить в слуховой отдел; часто имеются переднеушная и, спереди, клинообонятельная кости. Прочие окостенения исчезли. У большинства ископаемых амфибий и у всех современных форм исходно одиночный мышцелок раздвоился. Затылочный отдел у последних укорочен, и отверстие для XII нерва отсутствует.

У рептилий мозговая коробка окостеневает, как правило, сильнее, чем у современных амфибий. Почти никогда не наблюдается тенденции к ее уплощению; затылочный отдел остается хорошо развитым; всегда присутствует отверстие для XII нерва; выпуклый мышцелок остается единым (за исключением линии, ведущей к млекопитающим). Присутствуют в общем те же окостенения, что и у ранних тетрапод. Срастание элементов нёба с мозговой коробкой у черепах, крокодилов и различных ископаемых рептилий приводит к утрате базиптеригоидного отростка основной клиновидной кости, объединению слухового отдела с квадратной костью и т. д., но обычно исходную конструкцию легко распознать.

Однако мозговая коробка рептилий и современных амфибий существенно различается в следующем. У последних ее часть, находящаяся между глазницами спереди от слухового отдела, относительно широка и во многих случаях имеет полные стенки. Напротив, они неполны у примитивных рептилий и многих ранних амфибий. Как отмечалось ранее, на большей части высоты здесь присутствует только перепончатая перегородка; весь мозг исходно находился позади этого места. Однако у некоторых рептилий (змей и крокодилов), по-видимому, возникла функциональная потребность в укреплении здесь стенок полости черепа. Оно произошло путем образования нового парного окостенения мозговой коробки, боковой клиновидной кости (*laterosphenoideum*) (рис. 188, Д).

У птиц мозг сильно увеличен и мозговая коробка представляет собой вздутое и полностью окостеневшее образование (рис. 189, А). Произошел процесс, до некоторой степени похожий на описанный выше для млекопитающих. Большая часть крупного мозга покрыта новыми разрастаниями старых элементов крыши — лобных, теменных и чешуйчатых костей, к которым добавлен боковой клиновидный элемент.

**НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ** (рис. 192, 193). Здесь мы рассмотрим нижнюю челюсть (mandibula), хотя она и не относится к черепу в узком смысле. У большинства позвоночных она образована покровными и замещающими элементами. По-видимому, покровные элементы имелись здесь и у предковых челюстноротых, однако у ныне живущих хрящевых рыб они утрачены, и их нижняя челюсть, как и верхняя, представлена просто несущей зубы хрящевой дужкой, образовавшейся из жаберного элемента (рис. 163, В; 165; 166). Нижне-

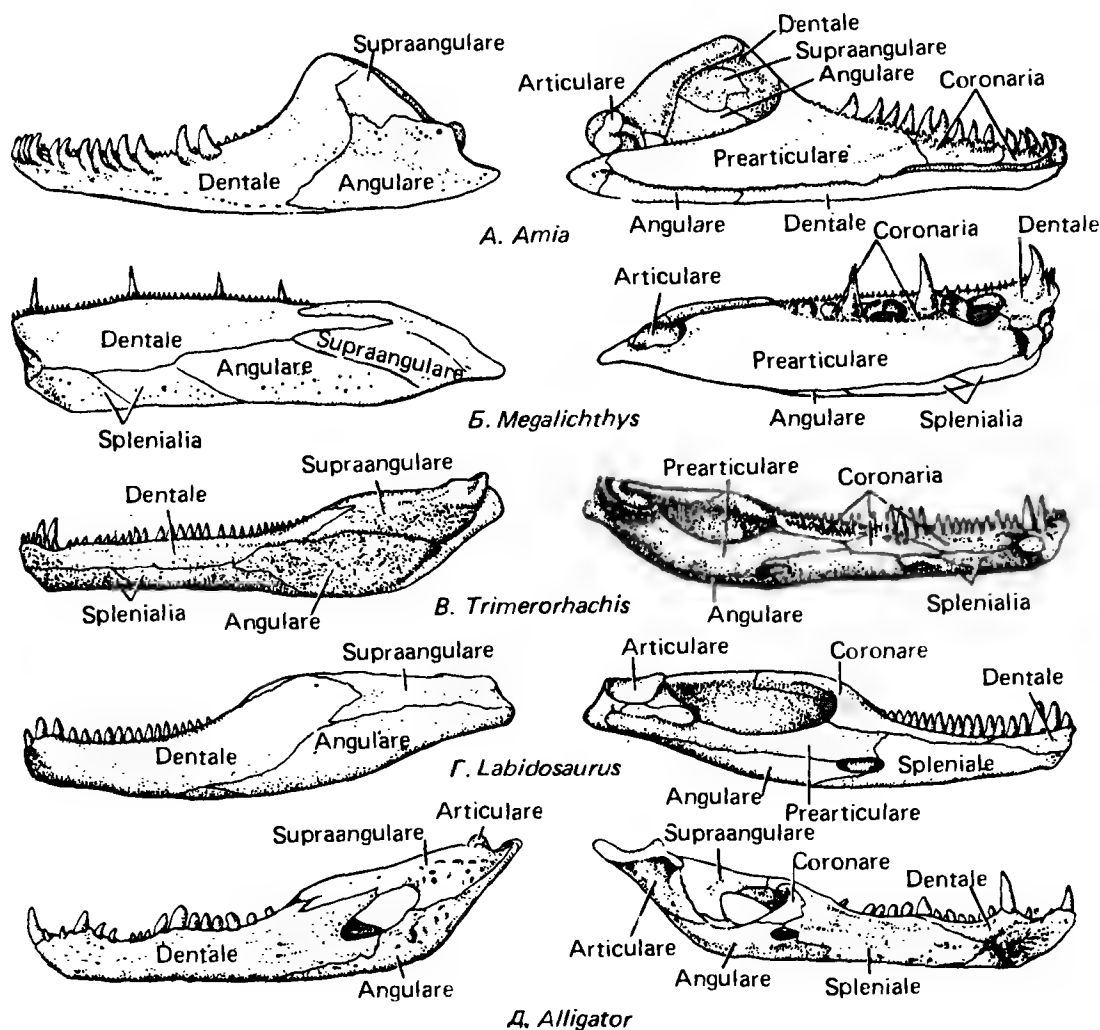
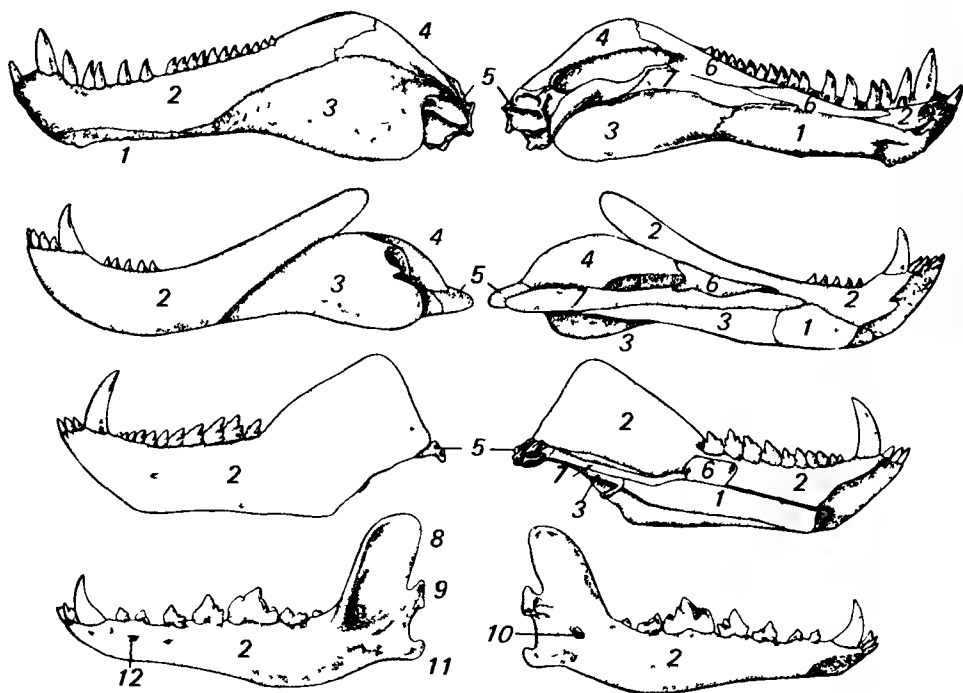


Рис. 192. Левые половины нижних челюстей. Вид снаружи (слева) и изнутри (справа). А. Ильная рыба из лучеперых. Б. Прimitивная кистеперая рыба. В. Прimitивный лабиринтодонт. Г. Прimitивная рептилия. Д. Аллигатор. Челюсти современных костистых рыб, амфибий и рептилий, у которых число элементов уменьшено, произошли из конструкций, показанных соответственно на А, В и Г.



Левые половины нижних челюстей зверообразных рептилий и млекопитающего, иллюстрирующие редукцию элементов челюсти. Вид снаружи (слева) и изнутри (справа). Сверху вниз: примитивная зверообразная рептилия (пеликозавр *Dimetrodon*); примитивная терапсида *Cynsaurioides*; продвинутая терапсида *Cynognathus*; типичное млекопитающее (собака). 1 — spleniale, 2 — dentale; 3 — angulare; 4 — supraangulare, 5 — articulare; 6 — coronare; 7 — prearticulare; 8 — венечный отросток, 9 — мышцелок; 10 — нижнечелюстное отверстие; 11 — угловой отросток; 12 — подбородочное отверстие.

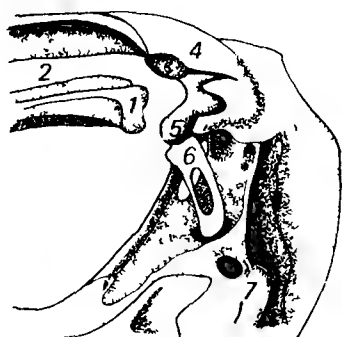
челюстной хрящ, называемый также по имени его первооткрывателя меккелевым (*cartilago mandibularis* s. Meckeli), присутствует у зародышей костных рыб и всех тетрапод (рис. 163, Д—З). У всех этих форм, за исключением млекопитающих, хрящ или развившаяся из него кость сохраняется в составе нижней челюсти и во взрослом состоянии. Его передняя часть при этом может исчезать или сохраняться в глубине под костными образованиями; реже (например, у обычных лягушек) она окостеневает, давая меккелеву, или подбородочную, кость (*mentomandibulare*). Задний его отдел, который своим углублением сочленяется с верхней челюстью, у форм с редуцированным скелетом представлен хрящом, но обычно превращается в сочленовную кость (*articulare*), подвижно соединенную с квадратной костью верхней челюсти. Спереди от нее находится вдающаяся в челюсть сверху предсочленовная впадина (*fossa prearticularis*), место прикрепления смыкающих челюсти мышц и входа внутрь нижней челюсти нервов и кровеносных сосудов.

Нижняя челюсть челюстноротых, за исключением акулородных рыб, всегда в значительной степени образована покровными костями. У ранних ископаемых амфибий и костных рыб их набор был довольно сложен, впоследствии эта конструкция разными путями упростилась. Рассмотрим сначала исходное строение нижней челюсти.

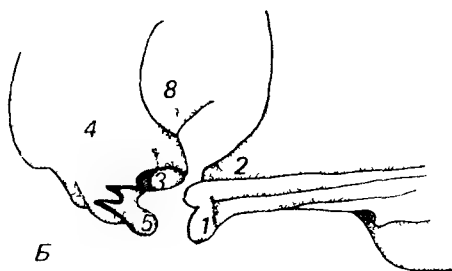
На ее наружной поверхности главный элемент — зубная кость (*dentale*).

несущая краевые зубы и расположенная напротив верхнечелюстной и предчелюстной костей. Ниже и позади зубной первоначально находился ряд покровных костей, включавший две расположенные спереди мелкие **пластинчатые** кости (*splenia*), за которыми следуют более крупные **угловая** (*angulare*) и **надугловая** (*supraangulare*). Симфиз между ветвями нижней челюсти образован в основном сцеплением шероховатых краев внутренних поверхностей зубных костей, но в него часто входят пластинчатые кости. Все эти наружные элементы могут снизу загигаться внутрь, становясь заметными в нижней части внутренней стороны челюсти.

Изнутри нижняя челюсть была покрыта первоначально четырьмя элементами. Главная покровная кость здесь — **предсочленовная** (*prearticular*), вытянутая по форме и идущая от сочленовной кости вперед. У верхнего края расположен ряд из трех узких **венечных** костей (*coronaria*). У ранних форм они несут различного размера зубы, которые могут присутствовать и на предсочленовной кости. Интересно, что внутренняя сторона нижней челюсти при этом сильно напоминает зеркальное отражение верхней челюсти и неба (рис



А



Б

Челюстной сустав продвинутой терапсиды — цинодонта *Probatognathus*

1 Вид снизу Б Вид изнутри У этой формы функционирует и старый, присущий рептилиям сустав между сочленовной и квадратной костями и новый присущий млекопитающим сустав между зубной и чешуйчатой костями. Следует обратить внимание на то что сочленовная кость (которая скоро станет молоточком) квадратная (наковальня) и стремя образуют цепочку, ведущую от области барабанной перепонки (не показана, расположена сзади и снизу от челюстного сустава) к слуховой капсуле мозговой коробки 1 — *articulare*, 2 — *dentale*, 3 — суставная поверхность на чешуйчатой кости с которой сочленяется зубная, 4 — *squamosum*, 5 — *quadratum*, 6 — *stapes* 7 — затылочный мыщелок, 8 — *jugale* (По Romer)



190, *вверху слева*; 192, *В*). Предсочленовная кость, лежащая спереди от сочленовой и медиальнее предсочленовной впадины, сравнима с крыловидной (спереди от квадратной, медиальнее подвисочной впадины), а три венечных — с тремя латеральными элементами нёба.

Описанная выше конструкция наблюдается у ранних кистеперых (рис. 192, *Б*) и древнейших амфибий (рис. 192, *В*). Изменения в других группах позвоночных почти всецело заключаются в слиянии или (чаще) утрате элементов.

У лучеперых этот процесс приводит к варианту, наблюдаемому у костистых рыб, всего с тремя костями, называемыми **зубной**, **сочленовной** и **угловой**. У осетров, веслоносов и двоякодышащих редукция окостенений привела к сохранению во взрослом состоянии крупного неокостеневшего меккелева хряща и лишь одной небольшой покровной кости.

У современных амфибий окостенения также сильно редуцированы. У типичных хвостатых земноводных три покровных кости: зубная и две на внутренней поверхности, вероятно, предсочленовная и венечная. У бесхвостых амфибий, кроме зубной кости, сохранился только один элемент — по-видимому предсочленовный. У рептилий (рис. 192, *Г*) никогда не бывает более одной пластинчатой кости и почти никогда — более одной венечной, но все прочие элементы, т. е. сочленовная, зубная, угловая, надугловая и предсочленовная кости, сохраняются. У крокодилов (рис. 192, *Д*) и других архозавров в угловой области обычно развивается крупное боковое окно. У птиц сохраняются в сросшемся состоянии характерные для рептилий элементы (вероятно, кроме венечного); имеется и боковое окно, характерное для архозавров.

У зверообразных рептилий (рис. 193, три верхних ряда) можно проследить этапы глубокого преобразования нижней челюсти, завершившегося у млекопитающих (рис. 193). Значение зубной кости постепенно растёт; она вытягивается назад, приближаясь под чешуйчатой костью к первичному челюстному суставу, а несколько спереди, под височной областью, на ней образуется направленный вверх отросток для прикрепления височной мышцы. Попутно уменьшаются размеры других окостенений нижней челюсти, которые у млекопитающих вообще исчезают из нее, и их остатки следует искать в слуховом аппарате (см. рис. 385). Особенно хорошо изучены переходные стадии у эволюционно продвинутого терапсид; действительно, мы сейчас знаем много форм, у которых одновременно развиты и функционируют и старый челюстной сустав рептилий (сочленовная—квадратная кости), и новый сустав млекопитающих (зубная—чешуйчатая кости) (рис. 194). Эта система будет работать, если оба сустава находятся на одной поперечной оси (дверь можно навесить на сколько угодно петель, если все они расположены на одной прямой). Формирование нового челюстного сустава — только одно из направлений глубокого преобразования всего жевательного аппарата в ходе эволюции млекопитающих; его мышцы (т. 1, с. 353) также совершенно непохожи на присутствующие у более примитивных форм. Изменения связаны с потребностью теплокровных организмов в большем количестве пищи и ее пережевывании.

Нижняя челюсть млекопитающих состоит только из зубной кости. Она включает: **ветвь** (*ramus*) — первичную несущую зубы часть этой кости; восходящий **венечный отросток** (*processus coronoideus*), к которому прикреплена височная мышца; новое продолжение назад, иногда несущее снизу **угловой отросток** (*processus angularis*), нередко крупный; наконец, позади — вытянутый

в поперечном направлении округлый в сечении мыщелок (*condylus*), входящий в суставную ямку чешуйчатой кости черепа и, таким образом, функционально соответствующий сочленовой кости.

Таким образом, у млекопитающих в отличие от всех остальных позвоночных предковый челюстной сустав между замещающими висцеральными челюстными элементами заменен новым — между покровными костями.

## Глава 9

# МУСКУЛАТУРА

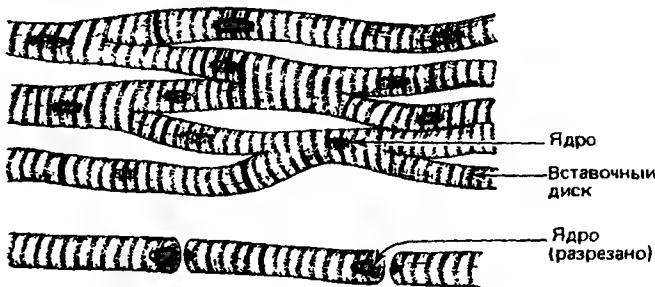
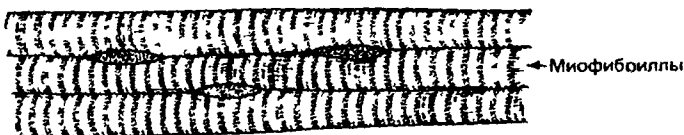
В очерке по анатомии позвоночных мускулатуре следовало бы отвести много места, потому что мышечная ткань составляет в среднем от трети до половины массы тела этих животных и в функциональном отношении также в высшей степени важна. Нервная деятельность, даже ее высшие процессы в человеческом мозге, проявляется главным образом в форме сокращения мышечных волокон. Основные функции организма — от локомоции до кровообращения — обеспечиваются мышечной активностью или связаны с ней. Хотя главный ее результат — движение туловища, конечностей, челюстей, какого-либо органа или его части, нужно помнить и о вспомогательных функциях мускулатуры. Часто мышцы просто поддерживают тело или его части в определенном положении; кроме того, их активность играет первостепенную роль в теплопродукции. Мышечная ткань может также создавать электрические поля.

**ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ** Гистологически различаются два главных типа мышечной ткани: гладкая и поперечнополосатая. Волокна гладких мышц устроены проще и по размеру мельче. Они образуются из мезенхимы зародыша, главным образом мезодермальной по происхождению и, следовательно, связанной в развитии с соединительной тканью. Гладкая мускулатура располагается главным образом в оболочке пищеварительного тракта. Некоторые другие области ее локализации, например протоки связанных с кишечником желез, мочевого пузыря, трахея и бронхи, являются выростами этого тракта. Однако гладкие мышечные волокна находятся и в других местах, независимых от кишечника, а именно в кровеносных и лимфатических сосудах, половых органах, в соединительной ткани кожи и других частей тела.

Типичное гладкое мышечное волокно (рис. 195) — это тонкая веретеновидная клетка длиной в среднем несколько десятых миллиметра с единственным, расположенным в центре ядром. Ее цитоплазма кажется однородной, но при специальной химической обработке в ней можно обнаружить крошечные фибриллы, проходящие вдоль всей клетки. В клетках гладких мышц, как подсказывает их название, отсутствует поперечная исчерченность, наблюдаемая в поперечнополосатых волокнах. Гладкие волокна иногда расположены рассеянно, однако обычно они собраны в тяжи или пучки, в которых перемежаются с соединительнотканными волокнами, связывающими их в одно целое (см., например, рис. 273, 282), и, по крайней мере в некоторых случаях, имеют протоплазматические выросты, обеспечивающие прямой контакт между соседними клетками. Гладкомышечные клетки стимулируются в основном автономными нервными волокнами, но, по-видимому, их стимулирует и сокращение соседних клеток, так что (особенно в пищеварительном тракте) можно наблюдать волну сокращения, проходящую по гязу гладкой мышечной ткани.



ГЛАДКОМЫШЕЧНЫЕ КЛЕТКИ



ВОЛОКНА СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЫ

Главные типы мышечных волокон (Из Hunter, Hunter)

**СЕРДЕЧНАЯ МЫШЦА** Мышца сердца относится к особому типу, не встречающемуся больше нигде (рис 195). Ее поперечная исчерченность сходна с исчерченностью в поперечнополосатых волокнах, но в других отношениях эти мышцы значительно отличаются друг от друга. Вся мышца сердца представляет собой единую сеть разделяющихся и соединяющихся тяжей. Хорошо выраженные **вставочные диски** более или менее разделяют эту сеть на короткие отрезки. Раньше считали, что сердечная мышца представляет собой синцитий без границ между отдельными клетками, однако современные работы показывают, что вставочные диски разделяют отдельные клеточные единицы, в центре каждой из которых расположено ядро. В эмбриогенезе эта мышца, как и гладкая мускулатура, образуется из мезенхимы; ее гистологические особенности, по-видимому, объясняются важными функциями, в частности, непрерывной активностью. На сокращение сердца могут влиять вегетативные нервы, но сердечная мышца по существу автономна, что будет обсуждаться в одной из следующих глав.

**ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТЫЕ МЫШЦЫ** Волокна поперечнополосатого типа образуют то, что принято называть «мясом», — произвольную мускулатуру, формирующуюся в основном из миотомов зародыша; обычно эти волокна скомпонованы в виде отдельных мышц, которые прикрепляются к скелетным элементам и двигают

их. Поперечнополосатые волокна (рис. 195) — крупные, вытянутые, цилиндрические клетки длиной примерно от 1 мм до нескольких сантиметров (иногда более 30 см). Мышцы состоят из параллельно расположенных волокон. Между ними находится соединительная ткань, которая связывает их, образуя оболочки пучков волокон и, кроме того, наружную оболочку мышцы в целом — эпимизий. Жесткость «мяса» зависит от количества в нем соединительной ткани; например, в большой поясничной мышце млекопитающих ее мало; именно из поясничной мышцы и получают так называемую «вырезку».

В поперечнополосатых мышечных клетках множество ядер, рассеянных по всей их длине. У большинства групп позвоночных они расположены в глубине волокна, а у млекопитающих и до некоторой степени у птиц занимают поверхностное положение. Волокно покрыто тонкой оболочкой, **сарколеммой**, включающей в себя клеточную мембрану и базальную пластинку (в гладкой мышце присутствует только первая), а внутри, как и в гладких, и сердечной мышцах, содержится большое количество плотно упакованных продольных фибрилл. Поперечная исчерченность объясняется тем, что каждая фибрилла состоит из чередующихся светлых и темных участков, располагающихся во всех фибриллах на одном уровне и в результате образующих поперечные полосы на волокне в целом. В сердечной мышце наблюдается сходная, но менее четко выраженная, исчерченность.

Каждое нервное волокно обычно на конце разделяется, образуя с несколькими близлежащими мышечными волокнами **нервно-мышечные соединения**, называемые концевыми двигательными пластинками. В состоянии покоя сарколемма электрически поляризована. Нервный импульс приводит к выбросу из нервных окончаний ничтожного количества ацетилхолина, что вызывает мгновенную деполяризацию сарколеммы, а за счет этого — мышечное сокращение.

**РАБОТА МЫШЕЧНОГО ВОЛОКНА.** Мышца развивает усилие за счет сокращения своих волокон, притягивающего друг к другу кости или другие структуры, к которым прикрепляются два конца мышцы. Естественно, ее общий объем при этом не уменьшается, т. е. ее волокна и сама она становятся при укорочении толще. Гладкая мускулатура сокращается относительно медленно и с меньшей амплитудой, чем поперечнополосатая, но первая может долго оставаться в сокращенном состоянии. Поперечнополосатая мышца быстрее стимулируется и сокращается сильнее, но зато быстрее утомляется. Кроме энергичного сокращения, существует явление мышечного **тонуса**. И гладкие, и поперечнополосатые мышцы редко полностью расслаблены, а обычно слабо напряжены, в результате чего поддерживают правильную форму и положение органов и (поперечнополосатые мышцы) требуемую позу тела или его частей.

Поперечнополосатые мышцы в целом могут сокращаться слабее или сильнее и на разное время; это зависит от числа стимулированных волокон, количества и частоты нервных импульсов. Однако отдельное волокно работает по принципу «все или ничего», т. е. или сокращается настолько, насколько возможно, или не сокращается вообще. Одинокое резкое сокращение поперечнополосатого волокна и последующее более медленное его расслабление занимают вместе лишь около десятой доли секунды. Однако обычно сокращение вызывается не единственным нервным импульсом, а их непрерывной быстрой «дробью». Второй импульс, посланный до того, как закончилось действие первого, усилит сокращение, третий усилит его еще больше, а длинная их серия

может привести мышечные волокна в состояние максимального и почти непрерывного сокращения (тетануса).

**КЛАССИФИКАЦИЯ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ.** Попытки разделить мышечные ткани на крупные категории основывались на различных подходах; вне зависимости от выбора основного критерия возникают некоторые противоречия. Наиболее очевидно подразделение на две главные группы по гистологическому строению — гладкие мышцы (включая сердечную), с одной стороны, и поперечнополосатые — с другой. На первый взгляд это кажется резонным — поперечнополосатые мышцы по большей части управляются произвольно, а гладкие находятся под контролем непроизвольной, или автономной, нервной системы; поперечнополосатые мышцы представляют собой главным образом крупные, хорошо оформленные образования, а гладкие часто расположены рассеянно и иногда включены в ткань других органов; большая часть поперечнополосатых мышц входит в «наружную трубку» тела, тогда как гладкая мускулатура в основном связана с пищеварительным трактом; многие из поперечнополосатых мышц развиваются из мезодермальных сомитов, а гладкая мускулатура возникает из мезенхимы.

Однако одна важная группа мышц нарушает простоту такой классификации. Это система поперечнополосатых мышц **бранхиомеров**, которая у примитивных форм связана с жаберной решеткой (висцеральным скелетом) и у всех позвоночных остается хорошо выраженной в голове и шее, образуя, в частности, челюстные мышцы. Жаберные мышцы и их производные, хотя и являются поперечнополосатыми, резко отличаются от всех прочих поперечнополосатых мышц и по многим важным диагностическим признакам близки к гладкой мускулатуре. Они развиваются не из сомитов, как большинство других поперечнополосатых мышц, а из мезенхимы спланхноплевры (висцерального листка мезодермы), как и гладкие волокна (рис. 196). Прочие поперечнополосатые мышцы иннервируются черепномозговыми или спинномозговыми нервами соматической двигательной системы (т. 2, гл. 16), а мышцы бранхиомеров — посредством особых черепномозговых нервов нейронами другой категории, относящимися к висцеральной двигательной системе; гладкие мышцы также иннервируются висцеральными нервами. Наконец, если «обычные» поперечнополосатые мышцы лежат в «наружной трубке» тела, то мышцы висцеральных дуг, хотя иногда и становятся у высших позвоночных поверхностными, исходно, как и гладкая мускулатура, связаны с пищеварительной трубкой, а именно с ее передним, глоточным отделом.

Все это наводит на мысль, что у примитивных позвоночных было два отдельных мышечных комплекса. В первый из них, который можно назвать **соматической мускулатурой**, входят мышцы «наружной трубки» тела, или «соматической части животного». Они прямо или опосредованно развиваются из миотомов, полностью поперечнополосатые, иннервируются соматическими двигательными нейронами и связаны с приспособлением организма к окружающей обстановке. Второй комплекс — **висцеральная мускулатура**, связанная главным образом с кишкой, или «внутренней трубкой», «висцеральной частью животного». Мышцы этой группы развиваются из мезенхимы висцерального листка мезодермы (не из миотомов!), иннервируются висцеральными двигательными волокнами и связаны главным образом с питанием, пищеварением, секрецией и кровообращением, т. е. с обменом веществ животного. В этой группе

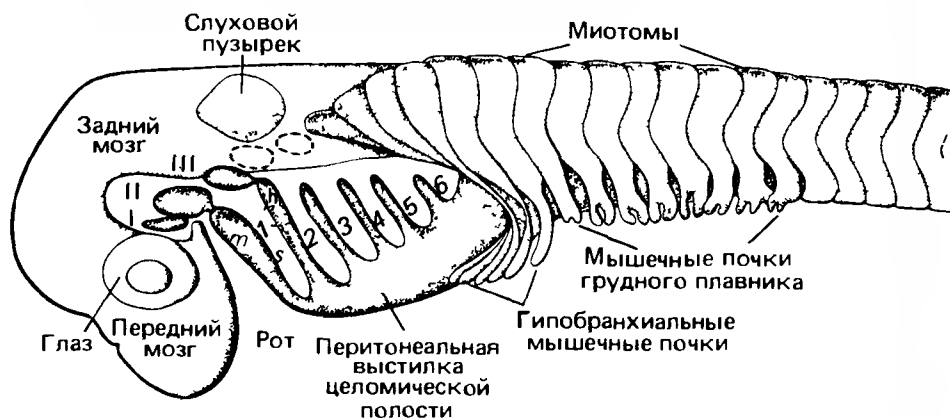


Рис. 190. Схематическое изображение зародыша акулы; показано развитие мускулатуры. Кожа и кишечная трубка удалены; головной мозг, глазной и слуховой пузыри включены в рисунок в качестве ориентиров. В задней части миотомы вытянулись вниз для образования миомеров; в области грудного плавника в качестве зачатков его мышц из миотомов вырастают двойные почки. От более передних миотомов вытягиваются вперед по вентральной поверхности почки для образования гипобранхиальных мышц. В слуховой области миотомы (показаны штриховыми линиями) рудиментарны или отсутствуют, но дальше вперед сохраняются три миотома (I—III) для образования глазных мышц. Показано положение брызгальца (v) и нормальных жаберных щелей (2—6). Они нарушают непрерывность целома и его перитонеального эпителия. Языки последнего тянутся вверх между жаберными щелями; из висцерального листка боковой пластинки возникают висцеральные мышцы челюстной дуги (m), подъязычной дуги (h) и лежащие каудальнее жаберных дуг. (Частично по Braus).

мышцы более задних отделов кишки сохранили простое строение, оставшись гладкими, а в глоточной области, которая у ранних позвоночных выполняла функции захвата пищи и дыхания, приобрели поперечнополосатое строение; в некоторых случаях поперечнополосатая мускулатура выстилает также пищевод или даже (у костистых рыб) переднюю оконечность желудка.

Значит, несмотря на кажущуюся неправомерность объединения в одну группу всех гладких и некоторых поперечнополосатых мышц, наиболее естественная классификация по-видимому, выглядит следующим образом:

|                              |                                                                                                     |
|------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Соматические мышцы . . . . . | <div> <div></div> <div>Осевые мышцы</div> <div>Мышцы конечностей</div> </div>                       |
| Висцеральные мышцы . . . . . | <div> <div></div> <div>Мышцы бранхиомеров</div> <div>Гладкие мышцы (кишечника и т. п.)</div> </div> |

Гладкая мускулатура обычно входит в состав различных органов и не требует в этой главе отдельного рассмотрения. Здесь мы обсудим лишь оформленные мышцы поперечнополосатого типа — различные их соматические группы и жаберные мышцы висцеральной системы.

**ТЕРМИНОЛОГИЯ.** Для описания мышц (особенно в составе конечностей) часто используют несколько терминов, соответствующих совершаемому действию. **Экстензор** (musculus extensor) осуществляет разгибание в суставе, **флексор** (m. flexor) — сгибание. **Аддуктор** (m. adductor) приводит элемент к средней линии тела (или реже органа, например кисти), **абдуктор** (m. abductor) совершает об-

ратное действие. **Леватор** (m. levator) поднимает элемент, **депрессор** (m. depressor) — опускает. **Ротатор** (m. rotator) скручивает отдел конечности: **пронатор** (m. pronator) поворачивает ее дистальную часть в направлении pronации, **супинатор** (m. supinator) — супинации (т. е. ладонью или подошвой соответственно вниз или вверх). **Протрактор** (m. protractor) тянет элемент вперед или наружу, **ретрактор** (m. retractor) — в обратную сторону. **Констриктор** (m. constrictor) и **сфинктер** (m. sphincter) — мышцы, окружающие отверстия (жаберные щели, анус и др.) и при сокращении стремящиеся замкнуть их; им может противодействовать **дилататор** — расширитель (m. dilatator s. dilator).

Чаще всего мышцы обоими концами прикрепляются к скелетным элементам; один из них обычно менее подвижен. Эту область называют **началом** мышцы, противоположную — ее **окончанием**. Условно у мышц конечности проксимальный конец всегда считается их началом, но это вовсе не значит, что он движется меньше (при локомоции часто бывает наоборот). Мясистая часть мышцы называется ее **брюшком**. **Двубрюшные** мышцы (mm. digastrici) последовательно включают два (одно за другим) брюшка, между которыми находится сухожилие (например, одна из челюстных мышц млекопитающих). Мышца с несколькими параллельно соединяющимися брюшками может называться **двуглавой** (m. biceps), **трехглавой** (m. triceps) и т. д.

Мышечные волокна всегда прикрепляются к кости или хрящу посредством коллагеновых волокон. Мышца в целом окружена тонким листком соединительной ткани — **эпимизием**; глубже лежащие листки (эндомизий, перимизий) окружают и разграничивают отдельные мышечные волокна и их пучки (рис. 197, А). Вместе с коллагеновыми продолжениями самих мышечных волокон эти листки плавно переходят в те, что окружают скелетные элементы (т. е. надкостницу и надхрящницу), и фактически прикрепляют к ним мышцы. Во многих случаях мышечные волокна подходят вплотную к кости, и тогда говорят о «**мясистом**» прикреплении; в других случаях мышца оканчивается напоминающим веревку сухожилием, почти полностью состоящим из соединительнотканых волокон. Некоторые сухожилия образуют тонкие плоские листки, как правило, называемые **апоневрозами**. Они сходны с фасциями, окружающими группы мышц и обычно связывающими части тела друг с другом. Сухожилия и апоневрозы могут проходить по поверхности мышцы или даже проникать внутрь нее; в последнем случае иногда развиваются сложные системы мышечных волокон, составляющие **перистые мышцы** (рис. 197, Б). Такие мышцы, образованные многочисленными, но короткими волокнами, способны к значительному усилию, но сокращаются лишь на малое расстояние; впрочем, их работа слишком сложна, чтобы точно охарактеризовать ее несколькими словами.

**ГОМОЛОГИЯ МЫШЦ.** Сравнительное изучение мускулатуры осложнено изменчивостью мышц и кажущейся легкостью, с которой могут меняться их функции. Масса мышечной ткани, единая у одного животного, может расщепляться на две или более отдельные мышцы у другого; иногда наоборот — первоначально обособленные мышцы сливаются. При попытках идентифицировать мышцы можно использовать общий план их расположения, но его иногда маскируют смещения мест крепления, связанные с изменением функциональных требований.

Как и в случае других систем органов, мышцам, насколько это возможно, даны названия, используемые в анатомии человека. К сожалению, сравни-



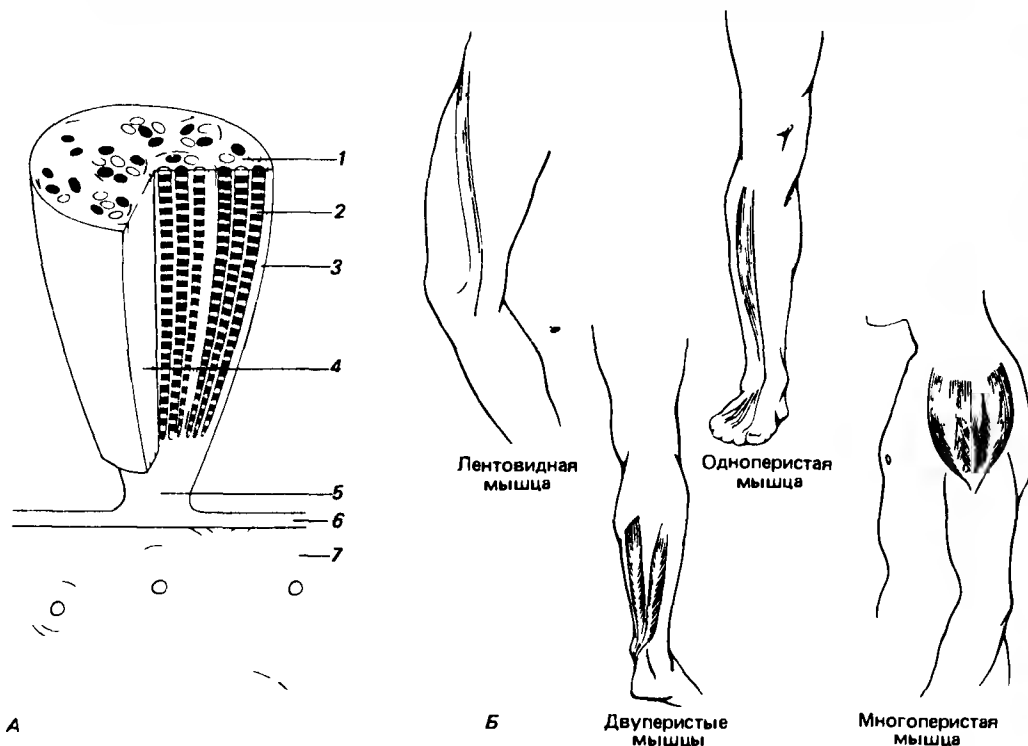


Рис 197 А Различные листки соединительной ткани в составе концевой части мышцы (схема) Хотя на рисунке они частично разграничены, в действительности они едины и различимы только по положению Реально соединительная ткань бывает волокнистой, а мышечные волокна занимают больший объем, чем на рисунке 1 — эндомизий, 2 — мышечное волокно, 3 — эпимизий, 4 — перимизий, 5 — сухожилие, 6 — надкостница, 7 — кость

Б Схемы, показывающие различную компоновку мышечных волокон на примерах из анатомии человека Лентовидная, параллельноволокнистая мышца — портняжная, одноперистая мышца — один из длинных разгибателей пальцев, двуперистые мышцы — длинный сгибатель пальцев и длинный сгибатель первого пальца многоперистая мышца — дельтовидная (Б — из Young)

тельное изучение мускулатуры еще только начато, и во многих случаях нет уверенности относительно гомологии мышц человека и нижестоящих позвоночных. Например, начинающие студенты-зоологи, анатомируя бедро лягушки, сталкиваются с такими же названиями мышц, что и в бедре человека, но гомология многих из них вызывает сомнение Другой, более удачный и часто используемый подход состоит в применении к мышцам низших тетрапод, гомология которых остается (или была раньше) спорной, названий, просто обозначающих их общее положение или места крепления. Так, подвздошнобедренная мышца рептилий идет от подвздошной кости к бедру; она, возможно, более или менее гомологична части ягодичных мышц, находящихся в этой области у человека и других млекопитающих (т. 1, с 337), но так как точно это не выяснено, безопаснее дать ей более нейтральное название

В любом случае при выяснении гомологии важным критерием является эмбриональное происхождение Часто развитие группы обособленных мышц взрослого животного можно проследить до уровня нерасчлененных скоплений мышечной или зачаточной мышечной ткани зародыша (см рис 205, Б),

способ расщепления этих исходных масс существенно помогает установить гомологию. К сожалению, эмбриология мышц изучена недостаточно, а приводимые данные обычно касаются гомологии не отдельных мышц, а их групп.

Важные указания может дать двигательная иннервация мышц. Например, мышцы конечности обычно иннервируются рядом стволов и ветвей, выходящих из связанного с конечностью нервного сплетения (рис. 396). План строения его самого, а также входящих и выходящих нервов, как правило, остается довольно постоянным, и к гомологичным мышцам обычно подходят нервы от одних и тех же ветвей сплетения. В результате многие исследователи пришли к мнению, что в филогенезе сохраняется устойчивая связь между данными нервом и мышцей. По имени анатома, который впервые четко сформулировал это положение, оно называется гипотезой Фюрбрингера. Однако эмбриология не подтверждает существования загадочного сродства между конкретными нервными и мышечными волокнами, образующими данную мышцу, и в некоторых случаях кажется совершенно несомненным, что ее иннервация *различна* у разных животных. Тем не менее изучение анатомии показывает, что иннервация определенной мышечной массы все же остается по преимуществу постоянной и действительно дает важный, а если неизвестен более или менее полный ряд промежуточных форм, то лучший ключ для идентификации мышц.

**ФУНКЦИЯ МЫШЦ.** Конкретное действие мышц всегда вызывало большой интерес анатомов. Действительно во многих случаях названия, например лучевой сгибатель кисти, приводящая мышца бедра и т. д., отражают наши представления об их функции. Исследователи часто пытались определять обслуживаемые мышцами движения просто на основе анатомирования фиксированных животных, но этого недостаточно, поскольку здесь не учитывается действие других мышц и внешней нагрузки и подразумевается полная неподвижность одного конца конструкции. Такой подход отражен в хорошо известных схемах действия мышц типа приведенной на рис. 198. Здесь одна из них — двуглавая — является сгибателем локтя, а другая — трехглавая — разгибателем. Даже в этой упрощенной системе для сгибания недостаточно сокращения двуглавой мышцы — одновременно должна расслабиться трехглавая. Сокращение этих мышц может

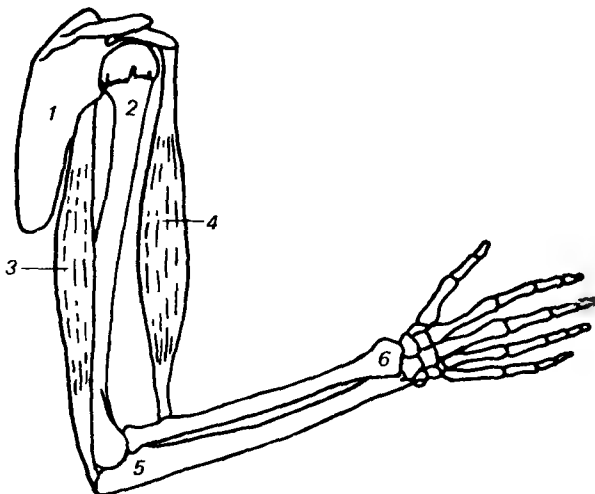


рис. 198 Схема, на которой показаны некоторые мышцы, действующие на локтевой сустав у человека. Длинная головка двуглавой мышцы плеча (4) сгибает локоть, тогда как длинная головка трехглавой мышцы плеча (3) разгибает его. 1 — лопатка; 2 — плечевая кость; 5 — локтевая кость; 6 — лучевая кость.

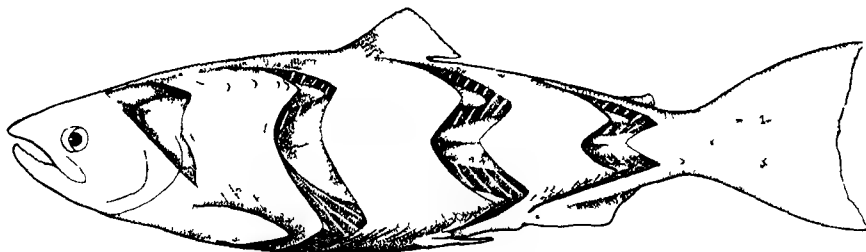
вовсе и не сопровождаться движениями в локтевом суставе. Они могут поворачивать плечо относительно лопатки, так как пересекают как локтевой, так и плечевой суставы. Все прочие мышцы плеча, не включенные в схему для удобства, значительно усложняют картину.

Таким образом, для точного описания действий, или функций, мышц требуется не просто поверхностный осмотр, а гораздо более глубокий анализ. В-первых, для выяснения того, что животное делает в действительности, нужно изучить поведение. Затем анатомирование покажет, какие мышцы могут участвовать в осуществлении обнаруженного действия. И наконец, более тонкие физиологические методы (в частности, электромиография) способны показать, какие из них на самом деле при этом сокращаются. Естественно, все эти стадии работы могут перекрываться, и почти наверняка возникнут сложности, которых мы здесь даже не касаемся. При быстром движении решающее значение будет иметь точный его хронометраж, создающий существенные затруднения. Когда имеется целый ряд подвижных элементов, определение того, какие именно из них движутся, может потребовать рентгенокисъемки. Сейчас для изучения функций мускулатуры разрабатывается и используется множество методов, и функциональный анализ мышечных систем стал важным аспектом анатомии.

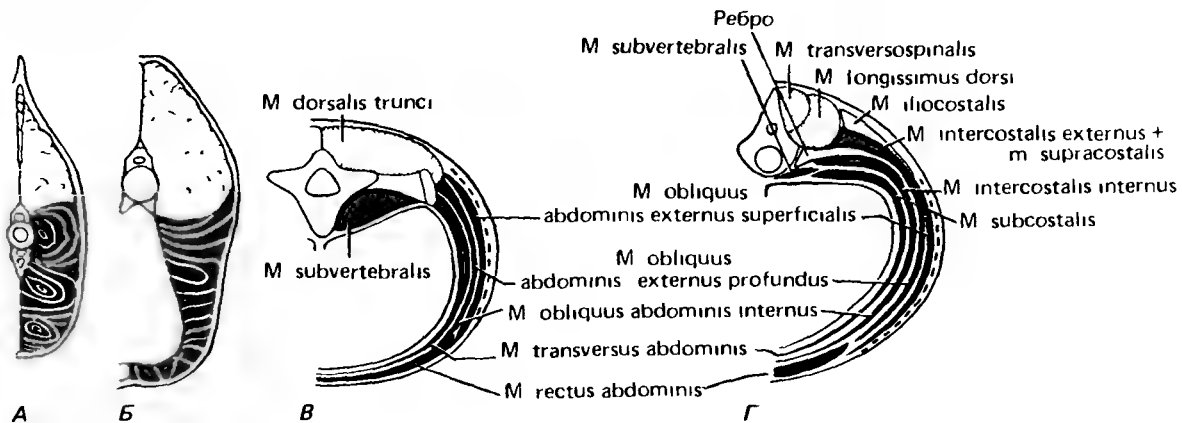
## ОСЕВЫЕ МЫШЦЫ

**ТУЛОВИЩНАЯ МУСКУЛАТУРА У РЫБ** Соматическая мускулатура рыб представлена главным образом осевой системой, которая составляет значительную часть массы тела (рис. 199; 200, А, Б). Организованная в основном в виде расположенных вдоль обоих боков и разделенных на сегменты мышечных масс, она образует главный локомоторный орган рыб. Ритмичные, чередующиеся сокращения мышц обеих сторон тела создают волны, которые, распространяясь к хвосту и достигая на нем кумулятивного эффекта, отталкивают назад противодействующую воду, двигая рыбу вперед (см. рис. 135).

В дорсальной части тела осевые мышцы образуют толстую массу, залегающую с обеих сторон позвоночника наружу и вверх от него — к коже. В хвосте находится аналогичная вентральная мускулатура; в туловище под позвоночником значительное место занимает полость тела, и вентральная туловищная мускулатура приобретает вид ее наружной оболочки.



Препарат лосося, показывающий осевую мускулатуру. В четырех местах несколько миомеров удалено, чтобы была видна сложная внутренняя складчатость этих метамерных образований. В глубине каждый V-образный изгиб миомера выдается дальше вперед или назад, чем на поверхности. Видно, что горизонтальная септа рассекает главный, направленный вперед изгиб. (По Greene, Greene)



Схемы поперечных разрезов, показывающие подразделения осевой мускулатуры. А. Хвост акулы. Б. Туловище акулы. В. Хвостатая амфибия. Г. Ящерица. Эпаксиальные мышцы показаны точками, а гипаксиальные мышцы — черным цветом. На Г в дорсальной части изображено ребро, и примыкающие части гипаксиальных мышц названы как в несущем ребра отделе; в более вентральной части даны названия соответствующих брюшных мышц. (В основном по Nishi).

У рыб осевая мускулатура развивается непосредственно из миотомов. Например, у зародыша акулы можно наблюдать параллельные мускульные ленты, растущие с каждой стороны тела вниз от миотомов, расположенных дорсально (рис. 196). Сегментированное строение в целом сохраняется и у взрослой рыбы, так что основная часть туловищной мускулатуры состоит из следующих один за другим вдоль каждого бока сегментов, **миотомов**, соответствующих по числу позвонкам. У тетрапод позвонки и миотомы чередуются, т. е. каждый миотом лежит против задней половины одного позвонка и передней половины следующего; в принципе рыбы устроены сходным образом, но сильная складчатость миомеров делает их соотношение с позвонками менее ясным. В каждом миомере мышечные волокна ориентированы спереди назад. Лишь немногие из них непосредственно связаны с частями скелета; в основном они прикрепляются к прочным листкам соединительной ткани между следующими один за другим миомерами, **миосептам** (myoseptata). Миосепты тянутся внутрь тела и прикрепляются к позвоночному столбу; именно в этих посегментно расположенных перегородках для дополнительного укрепления развиваются ребра и добавочные межмускульные косточки многих костистых рыб (см. рис. 129).

Сначала миомеры развиваются как простые вертикальные полосы, но вскоре приобретают зигзагообразную складчатость, которая, по-видимому, повышает эффективность работы мышц. У ланцетника складки образуют относительно простые V-образные фигуры, острием обращенные вперед. У круглоротых миосепты по существу вертикальны. У рыб складчатость сложная, обычно сильнее выраженная в дорсальной части тела (рис. 199). Каждый миомер с поверхности выглядит обычно как буква W, верхний край которой обращен вперед, т. е. образует направленную вперед острием V-образную складку посередине боковой поверхности и направленные назад острием V-образные складки — сверху и снизу от нее; сверху могут также присутствовать один или два небольших дополнительных изгиба. Глубже в теле углы зигзага становятся все более острыми, так что каждое V миомера имеет форму плуга. Миомеры

накладываются друг на друга, так что любое поперечное сечение туловища или хвоста проходит через значительное их число; их ткани на таком срезе часто организованы в несколько групп концентрических колец, каждое из которых соответствует одной из V-образных складок, наблюдаемых с поверхности (рис. 200, А, Б).

У рыб в отличие от круглоротых с каждой стороны тела обычно непосредственно под вершиной направленной вперед V-образной складки развивается соединительнотканная горизонтальная перегородка (*septum horizontale*), разделяющая каждый миомер на дорсальную и вентральную части. Именно в этой перегородке, там, где она пересекает последовательные миосепты, развиваются верхние ребра (см. рис. 2, Г; 129). Таким образом, в осевой мускулатуре челюстноротых можно выделить две главные части: дорсальную, или эпаксиальную, мускулатуру над горизонтальной перегородкой и снаружи от верхних ребер (если они развиты) и гипаксиальную мускулатуру брюха и боков под ней и главным образом изнутри от верхних ребер (рис. 200).

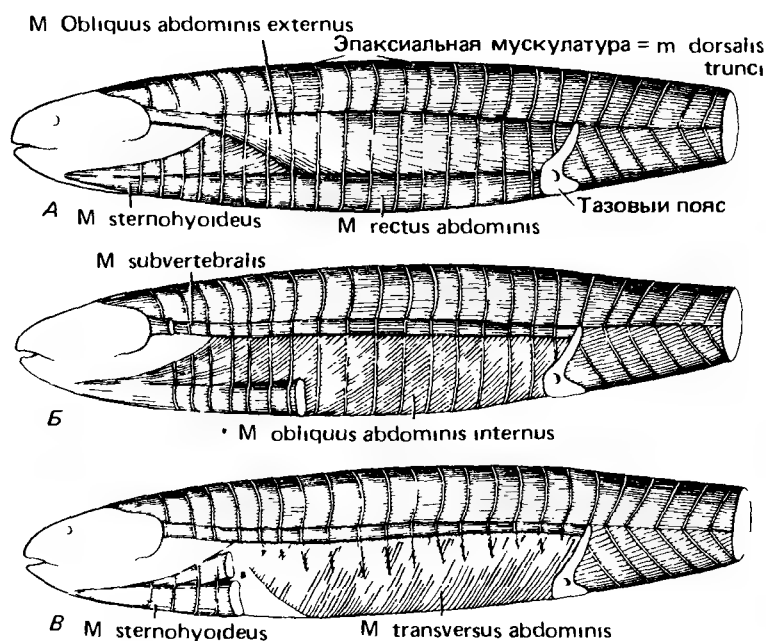
Хотя большая часть туловищной мускулатуры рыбы относится к системе миомеров, тем не менее от эмбриональных миотомов могут отделяться второстепенные единицы в виде почек или клеточных скоплений, из которых образуются обособленные мышцы. Среди них наиболее важны мышцы непарных плавников — мелкие симметричные мышечные пучки с обеих сторон от поддерживающих их радиальных элементов (5 на рис. 113). Мы полагаем, что мышцы парных плавников имеют сходное филогенетическое происхождение, но из-за особого значения у тетрапод мускулатура парных конечностей будет обсуждаться в специальном разделе.

Предложенное здесь общее описание осевой мускулатуры рыб относится в первую очередь к основной части туловища. Спереди и сзади могут находиться ее специализированные отделы. Сначала мы проследим эволюцию от рыб до высших тетрапод двух основных частей туловищной мускулатуры — эпаксиальной и гипаксиальной, а затем вернемся назад, чтобы осветить историю более специализированных переднего и заднего отделов.

**ЭПАКСИАЛЬНАЯ ТУЛОВИЩНАЯ МУСКУЛАТУРА.** Дорсальная мускулатура прошла довольно бедный событиями филогенетический путь. У рыб (рис. 199; 200, А, Б) она обычно представляет собой массивный сегментированный мышечный столб по бокам от позвонков и срединной септы, проходящий вдоль спины от черепа до конца мясистой части хвоста и в большинстве случаев без сколь угодно значительной дифференцировки по отделам. Всю эту массу можно просто считать одной дорсолатеральной туловищной мышцей (*m. dorsalis trunci*).

У тетрапод (рис. 200, В, Г; 201; 202) по сравнению с рыбами относительный объем дорсальной мускулатуры, как и туловищной мускулатуры в целом, сильно уменьшен. Эта редукция, конечно же, связана с тем обстоятельством, что конечности наземных позвоночных постепенно принимают на себя локомоторную функцию осевых мышц. Однако последние по-прежнему функционируют у форм, сохраняющих волнообразные боковые движения тела, причем в случае хвостатых амфибий со слабыми конечностями, когда продвижение вперед по-прежнему обеспечивается в основном такими движениями, эти мышцы еще сильно развиты. Кроме того, эпаксиальные мышцы отвечают за дорсовентральные изгибы позвоночника, практически отсутствующие у рыб.

У большинства тетрапод промежуток между невральными дугами и спинной

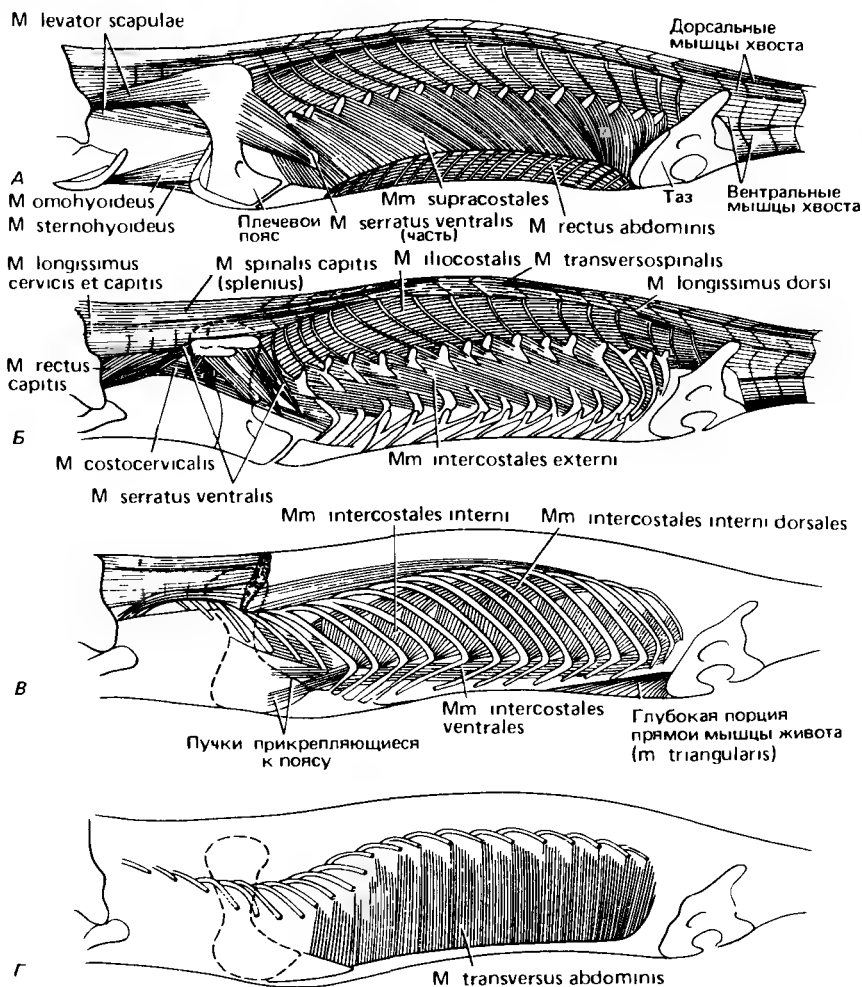


Осевая мускулатура хвостатых амфибий (вид сбоку) А Вид с поверхности (однако тонкий поверхностный листок наружной косой мышцы живота удален) Б Наружная косая и прямая мышцы живота отрезаны для того, чтобы были видны внутренняя косая мышца живота и подпозвоночная мускулатура В Внутренняя косая мышца живота удалена, чтобы была видна поперечная (С изменениями по Maurer)

поверхностью тела невелик, и дорсальные мышцы заключены в канале ограниченных размеров, идущем вдоль всего тела между верхними остистыми отростками с медиальной стороны и поперечными отростками с латеральной и вентральной<sup>1</sup>. У амфибий дорсальную мускулатуру можно по-прежнему считать единой мышцей (*m. dorsalis trunci*), все еще сегментированной и не разделенной отчетливо на части

У рептилий дорсальная туловищная мускулатура остается отчасти сегментированной, но прослеживается тенденция к усложнению ее строения. С боков ее тонкий пласт, **подвздошнореберная мышца** (*m. iliocostalis*), простирается вниз поверх гипаксиальных мышц и прикрепляется к латеральной стороне ребер. **Длиннейшая мышца спины** (*m. longissimus dorsi*), главная в дорсальной группе, лежит над поперечными отростками позвонков. Наиболее медиально, между ней и верхними остистыми отростками, находятся сложно перекрещивающиеся мелкие мышцы, которые связывают следующие друг за другом верхние остистые и поперечные отростки. Хотя им дано множество названий, можно сказать, что вместе они составляют систему **поперечноостистой мышцы** (*m. transversospinalis*). У змей, к осевой мускулатуре которых вернулась локомоторная функция, дорсальные мышцы сильно развиты и крайне сложно устроены. У черепах с появлением сплошного панциря дорсальные туловищные мышцы (как и вентральные), естественно, сильно редуцировались. У птиц они тоже слабо развиты, так как туловищные позвонки в значительной степени срослись.

Однако верхние остистые отростки часто бывают выше чем можно себе представить (ср. рис. 203)



Ряд схем препаратов гаттерии (*Sphenodon*), на которых показано строение осевых мышц. А Удален тонкий поверхностный листок наружной косой мышцы живота. Б Удалены надреберные мышцы, прямая мышца живота, подъязычные мышцы и поверхностные осевые мышцы, идущие к лопатке. В Удалена задняя часть эпаксиальных мышц и показаны внутренние межреберные и пирамидальная (*m triangularis*; не показана на последнем рисунке) мышцы. Г Удалены ребра и все остальные мышцы, чтобы была видна поперечная мышца живота (По Maurer, Furbringer.)

У млекопитающих по-прежнему присутствуют три части эпаксиальной мускулатуры, присущие рептилиям, хотя исходная метамерная организация сохранилась слабо. Мышцы образуют сложную систему мелких пучков, которым дано огромное число названий. На протяжении поясничного отдела две более латеральные части этой мускулатуры могут объединяться в сильную **крестцовоостистую мышцу** (*m. sacrospinalis*), которая помогает разгибать позвоночник.

**ГИПАКСИАЛЬНЫЕ ТУЛОВИЩНЫЕ МЫШЦЫ** У рыб эта мускулатура лежит под горизонтальной перегородкой и простирается вниз по наружной стенке тела к средней линии брюха. В большинстве случаев она по существу едина, но часто в какой-то степени подразделяется на латеральный и вентральный тяжи.

Хотя филогенетически гипаксиальные мышцы происходят из миотомов, они могут, по крайней мере у некоторых тетрапод, возникать у зародыша из мезенхи-

мы, расположенной в стенке тела латеральнее этих мышечных блоков. Гипаксиальная мускулатура тетрапод, как и эпаксиальная, значительно уменьшена в объеме и большей частью образует лишь тонкие мышечные листки вокруг брюха и боков тела (рис 200, В, Г, 201, 202). Она стала выполнять при наземном образе жизни новую функцию поддержания стенок брюшной полости с внутренностями, у всех тетрапод (кроме современных амфибий) выполнение этой функции облегчается развитием мощной системы ребер. Это усложняет гипаксиальную мускулатуру тетрапод, поскольку из разных мышечных листков, как правило, образуются отдельные пучки для каждого ребра. Несколько произвольно мы можем разделить гипаксиальные мышцы тетрапод на три группы, расположенные сверху вниз следующим образом:

- 1) подпозвоночная мускулатура дорсально и медиально,
- 2) латеральная группа налегающих друг на друга мышечных пластов вдоль бока,
- 3) группа прямой мышцы вентрально

**Подпозвоночная мышца** (*m subvertebralis*) слабо развита у рыб. У тетрапод по бокам позвонков ниже реберных приращений образуется глубокий продольный тяж гипаксиальной мышечной ткани, действующий при дорсовентральных изгибах позвоночного столба как антагонист дорсальной мускулатуры и часто плавно переходящий в самый глубокий слой боковых мышц.

**Боковые мышцы** сложны и разнообразны, они облегают туловище на всем протяжении от поперечных отростков позвонков до вентрального участка, занятого системой прямой мышцы. Обычно можно обнаружить три налегающих один на другой главных листка, каждый из которых подразделен на различные зоны и области. Хотя исходно они сегментированы у большинства тетрапод, это непрерывные пласты.

У хвостатых амфибий в связи с редукцией ребер боковые мышцы устроены относительно просто (то обстоятельство, что редукция ребер и проистекающая от этого простота являются вторичным состоянием, не должно нас сейчас занимать). Самый внешний их пласт — это **наружная косая мышца живота** (*m obliquus abdominis externus*), волокна которой идут в целом спереди назад, но отклоняются вверх в передней части каждого сегмента, вдобавок к основной мышце обычно присутствует тонкий наружный подкожный листок. Средний слой представлен **внутренней косой мышцей живота** (*m obliquus abdominis internus*), ее волокна, начинаясь краниовентрально, затем идут в каудодорсальном направлении. Третий, и самый глубокий слой, образует **поперечная мышца живота** (*m transversus abdominis*) с волокнами, ориентированными в поперечном, т. е. дорсовентральном направлении. Ни один из трех пластов не имеет сколь-нибудь значительной толщины, но разная ориентация их волокон делает оболочку тела весьма прочной (по принципу фанеры с ее слоями). У бесхвостых амфибий поперечная мышца утрачена.

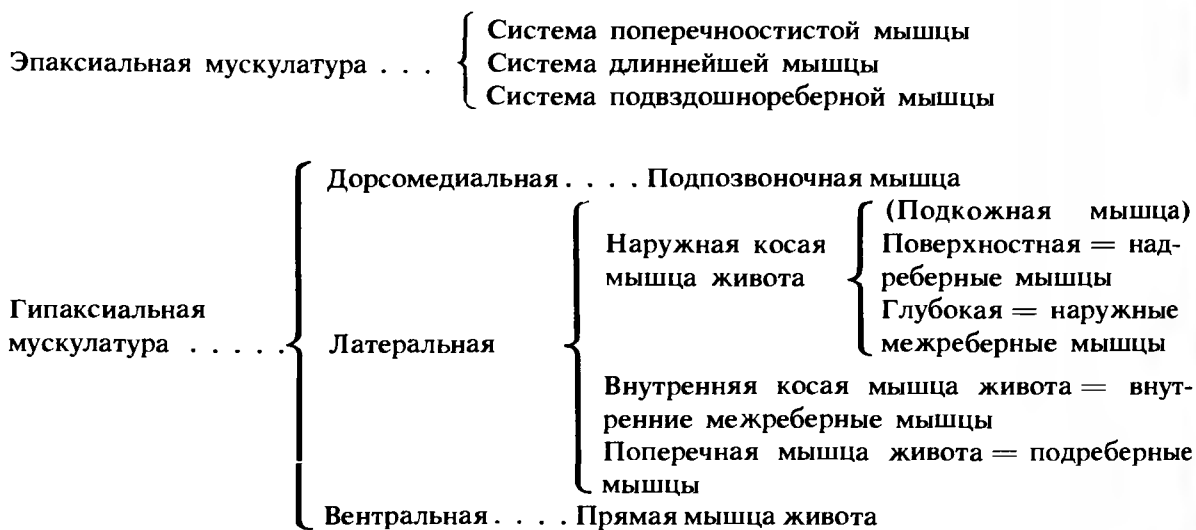
У амниот присутствие ребер при некоторых или всех туловищных позвонках создает более сложную картину; исключение составляет поясничный отдел, где ребра отсутствуют (или недоразвиты) и брюшные отделы мышечных пластов могут сохранять относительно примитивное состояние. На брюхе наружная косая мышца расщеплена на два слоя — поверхностный и глубокий (у рептилий — вдобавок к подкожному листку). Аналогичным образом может быть расщеплена и поперечная мышца. В главном несущем ребра, отделе туловища



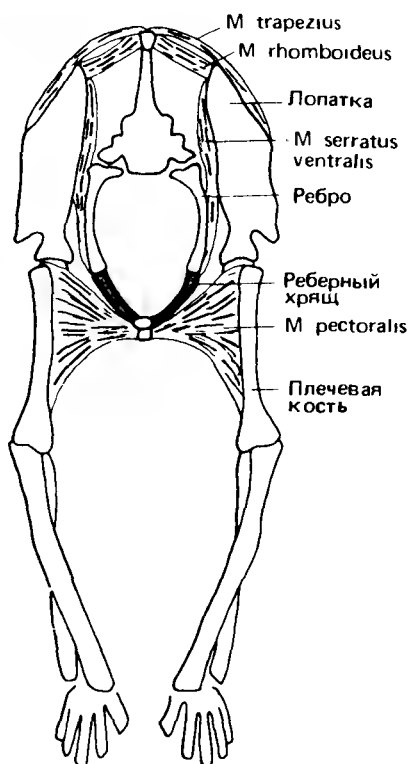
внешний слой наружной косой мышцы лежит в общем поверхностнее ребер, образуя **надреберные мышцы** (*mm. supracostales*), а поперечная мышца большей частью преобразована в **подреберную группу** (*mm. subcostales*). Промежуточные мышечные слои образуют **межреберные мышцы** (*mm. intercostales*) — наружные — из глубокой части наружной косой мышцы и внутренние — из внутренней косой мышцы. У большинства амниот поперечная мышца, как правило, сохраняется в глубине в виде непрерывного, хотя и тонкого, листка, тогда как более наружные мышечные слои обычно распадаются на части, связанные с отдельными ребрами.

Вентрально спереди назад от области плечевого пояса до таза идет **прямая мышца живота** (*m. rectus abdominis*); она соединена с прямой мышцей другой стороны срединной сухожильной зоной — **белой линией** (*linea alba*). У некоторых рыб наблюдается частичная дифференцировка прямой мышцы живота. У тетрапод ее поверхностная часть может более или менее непрерывно переходить в наружную косую мышцу, однако в основном прямая мышца, по-видимому, теснее связана с внутренней косой группой. С ростом грудины прямая мышца иногда укорачивается и у некоторых млекопитающих (например, у человека) становится главным образом мышцей брюшной области. В ней иногда имеются тонкие поперечные полосы соединительной ткани, **сухожильные пере-мычки** (*intersectiones s. inscriptiones tendineae*), которые могут в некоторой степени отражать исходное, сегментированное, строение мышцы.

Компоненты осевой мускулатуры туловища тетрапод, описанные выше, можно несколько упрощенно классифицировать следующим образом.



**Туловищные мышцы плечевой области** (рис. 201, 202). У большинства хвостатых земноводных вентральная туловищная мускулатура простирается вперед за грудную область почти без перерыва и продолжается под глоткой. Однако эта непрерывность, вероятно, не является примитивной чертой, а скорее связана со вторичной утратой покровного плечевого пояса. Гипаксиальные мышцы в этом месте уже у акул прерываются частично, а у костных рыб и тетрапод (кроме хвостатых амфибий) — полностью. Система прямой мышцы и нижние края боковых мышц обычно оканчиваются спереди мышечными пучками, прикрепляющимися к грудины и коракоиду, а краниальнее вентральные туловищные мышцы



Схема, показывающая, как тело млекопитающих поддерживается мышцами передних конечностей. Главную роль играет вентральная зубчатая мышца, которая с обоих боков образует стропы, подвешивающие туловище между лопатками. Трапецевидная и ромбовидная мышцы наверху и грудная мышца внизу удерживают лопатку и ногу в правильном положении, поддерживая целостность конструкции. (По Walker.)

вновь появляются в виде гипобранхиальных мышц, описываемых ниже.

Тазовая конечность поддерживает вес тела за счет прочного соединения таза с крестцом, а у плечевого пояса такого соединения нет. В отличие от рыб у всех тетрапод этот пояс лишен прямой скелетной связи с черепом и может лишь косвенно соединяться с позвоночником через грудину и ребра<sup>1</sup>. Тело как бы подвешено между двумя лопаточными лопастями на мышечных «стропях», идущих от лопастей обеих лопаток в основном к ребрам (рис. 203). Использование мышц в этой системе прикрепления сообщает ей эластичность, которая в плечевом поясе восполняет отсутствие костной прочности таза; движения конечности и туловища здесь взаимно амортизируются и (по аналогии с рессорами автомобиля) при локомоции толчки и сотрясения последнего значительно ослабляются.

Эта мускулатура развивается из наружной косой мышцы. Основные «стропы» широко расходятся по шее и туловищу, главным образом от внутренней поверхности лопатки, и прикрепляются сзади к грудным ребрам, а спереди — к шейным ребрам или к поперечным отросткам (рис. 202, А, Б). Из-за своего зазубренного вида эта система была названа **зубчатой мышцей** (*m. serratus ventralis s. anterior*); самый передний пучок называется **поднимателем лопатки** (*m. levator scapulae*). У млекопитающих имеется расположенная дорсальнее **ромбовидная мышца** (*m. rhomboideus*), которая удерживает верхний конец лопасти лопатки, притягивая его к средней линии. **Вентрально грудная мышца** (*m. pecto-*

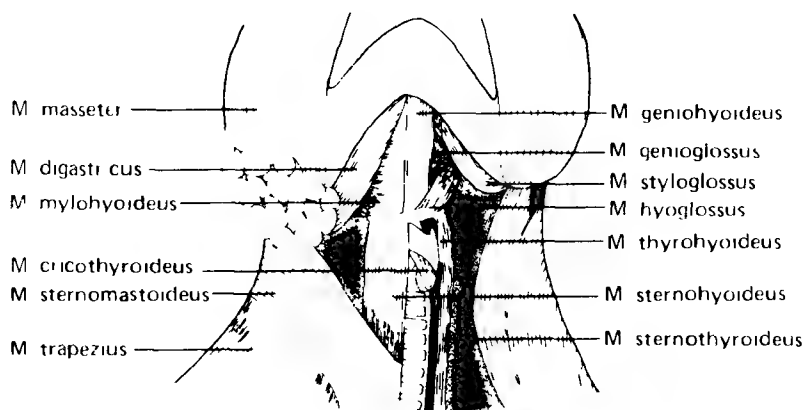
<sup>1</sup> Редкое исключение составляют некоторые птерозавры, а у черепах косвенная связь с позвоночником осуществляется через панцирь.

galis), относящаяся к передней конечности, удерживает основание лопатки.

**ДОРСАЛЬНЫЕ МЫШЦЫ ШЕИ** (рис. 201, 202, Б). У рыб жабры прерывают спереди осевую мускулатуру, которая, однако, продолжается вперед над и под ними в виде **эпибранхиальной** (наджаберной) и **гипобранхиальной** (поджаберной) групп мышц. У тетрапод сохраняется такая же картина (она отчасти замаскирована находящимися на поверхности висцеральными поперечнополосатыми мышцами трапецевидной группы; см. т. 1, с. 350, рис. 214). Дорсально осевые мышцы идут вперед в качестве шейных мышц, которые служат для поддержания и движения головы. Здесь эпаксиальная мускулатура простирается вперед, не прерываясь, хотя и имеет особую систему мелких мышечных пучков, соединяющих череп с шейными позвонками. Незначительную часть шейной мускулатуры составляют мелкие гипаксиальные мышцы подпозвоночной группы, продолжающиеся вперед под позвоночником к основанию черепа.

**ПОДЪЯЗЫЧНЫЕ МЫШЦЫ** (рис. 201, 202, А). Передняя вентральная часть осевых мышц рыб — **гипобранхиальная мускулатура** — идет вперед вдоль «горла» под жабрами. В совокупности главные ее элементы известны как **коракоидно-дужные мышцы** (*mm. coracoarcuales*), так как позади они начинаются от коракоидного отдела плечевого пояса и направляются вперед в область нижней челюсти, посылая пучки к нижним сегментам жаберных дуг. Следует отметить, что эти мышцы не относятся к особой группе поперечнополосатых висцеральных мышц жаберной области. У тетрапод они сохраняются в исходном месте, но редуцируются до системы вентральных лент, идущих от грудины и плечевого пояса к щитовидному хрящу гортани и к гиоиду, а от этих элементов — к симфизу нижней челюсти [**грудинноподъязычная** (*m. sternohyoideus*), **лопаточноподъязычная** (*m. omohyoideus*) **мышцы** и т. д.; рис. 204]. У тетрапод в дне ротовой полости у основания гиоидной дуги развивается замечательное усовершенствование — язык, постепенно включающий в себя массу гипобранхиальных мышечных волокон этой области, которые и образуют его мякоть (см. т. 2, с. 18).

Не лишены интереса эмбриогенез и иннервация гипобранхиальных мышц. Как всякие осевые мышцы, они являются производными миотомов, однако



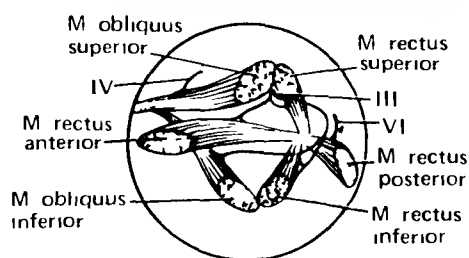
Мышцы горла и шеи кошки (вид снизу). На правой стороне рисунка поверхностные мышцы и другие образования удалены, чтобы были видны более глубокие слои. Все мышцы, обозначенные на правой стороне рисунка, — гипобранхиальные; слева обозначены некоторые мышцы бранхиомеров.

развитие жабер нарушает прямую связь более вентральной области с миотомными затылочного и шейного отделов, от которых, по-видимому, происходит эта мускулатура. У некоторых зародышей можно наблюдать процесс миграции выростов этих миотомов назад за жаберы, затем вниз за жаберную полость и, наконец вперед под глотку с образованием гипобранхиальных мышц (и мышц языка) (рис 196). Выше отмечалось, что исходная иннервация мышечной массы как правило, сохраняется, даже если она переместилась далеко от своего первоначального положения. Так и поджаберные мышцы рыб иннервируются нервами от затылочного и передней части «шейного» отделов, идущими тем же путем, каким мигрировала мышечная ткань — вокруг задней стороны жаберной полости и вперед под глотку. У амниот соответствующие нервы образуют подъязычный нерв и шейное сплетение, у зародыша они следуют, как и у предков, назад и вниз позади эмбриональных жаберных карманов, причем даже во взрослом состоянии они подходят к подъязычным мышцам круглым путем (см т 2 с 275).

**МЫШЦЫ ДИАФРАГМЫ** Млекопитающие замечательны развитием диафрагмы (diaphragma) — перегородки, разделяющей грудную и брюшную полости, функциональное значение которой состоит в расширении легких (см т 2, с 12—14). Она образована в основном системой поперечнополосатых мышц, сходящихся к ее центру со всех сторон — от грудины, ребер и поясничных позвонков. Эти мышцы, по-видимому, являются производными системы прямой мышцы живота. Они иннервируются особым диафрагмальным нервом (n phrenicus), начинающимся в шейном отделе. Это веский аргумент в пользу того, что мышцы диафрагмы произошли из передней части прямой мускулатуры живота (возможно, в области плечевого пояса) и переместились назад у ранних предков млекопитающих по мере разрастания легких. У представителей других классов позвоночных встречаются мышечные или соединительнотканые перегородки, иногда называемые диафрагмой, но они несколько различаются и, по-видимому, негомологичны.

**ХВОСТОВЫЕ МЫШЦЫ** У рыб осевая мускулатура продолжается в хвост без перерыва, если не считать отверстия клоаки или ануса. Хвостовая эпаксиальная мускулатура просто продолжает туловищную. Однако вентрально, так как в хвосте нет полости тела и находящихся в ней внутренностей, гипаксиальные мышцы из системы листовидных образований переходят в пару компактных тяжей, сходных с лежащими сверху эпаксиальными мышцами (рис 200, А).

У тетрапод сильное развитие тазового пояса и начинающихся от него мышц конечностей нарушает непрерывность осевых мышц между туловищем и хвостом. Эпаксиальная мускулатура затрагивается относительно слабо, у многих амфибий и рептилий она простирается над крестцовыми ребрами назад в хвост с небольшим перерывом или без него. Однако гипаксиальные мышцы полностью или почти полностью прерываются тазом. В более дистальных отделах хвоста они образуют с каждой стороны относительно однородный цилиндрический мышечный тяж под поперечными отростками позвонков подобно дорсальной мышце над ними. Спереди, ближе к тазовой области, гипаксиальная хвостовая мышечная масса сужается и посылает концевые волокна вниз и вперед к седалищной кости или вверх и вперед — к подвздошной. У хвостатых амфибий и рептилий основание хвоста расширено для размещения в вентральной части помимо собственно хвостовой мускулатуры, также крупных мышц, идущих вперед и наружу — к



Глазные мышцы. Вид сбоку при удаленном глазном яблоке (обозначено окружностью); овалы — это окончания мышц на глазном яблоке. Показаны три нерва, идущие к глазным мышцам (III, IV, VI). Передний конец обращен влево. (По Goodrich.)

бедру; однако последние относятся к мускулатуре конечностей, а не к осевым мышцам. Естественно, у форм с редуцированным хвостом происходит редукция или утрата хвостовой мускулатуры. Так, ее остатки, прикрепленные к костному стержневидному рудименту хвоста, еще можно найти у птиц и бесхвостых амфибий. У млекопитающих хвост обычно еще достаточно длинный, но тонкий, и хвостовая мускулатура соответственно уменьшена в объеме. Из вентральных мышц сразу позади тазового пояса у тетрапод, как правило, развивается сфинктер, замыкающий клоаку; у млекопитающих ему соответствует анальный сфинктер.

**ГЛАЗНЫЕ МЫШЦЫ** Мышцы,двигающие глазное яблоко, образуют выдвинутый далеко вперед «аванпост» осевой мускулатуры. У зародышей круглоротых, как и у ланцетника, ряд мезодермальных сомитов непрерывно тянется от передней части головы назад, в туловище. У большинства позвоночных он прерван, так как с разрастанием слухового отдела мозговой коробки сомиты в этой области редуцируются или исчезают, однако спереди от нее в области развивающегося глаза у всех позвоночных небольшие сомиты сохраняются (рис. 196). Их здесь не более трех. Уже на ранней стадии они в значительной мере отделены от мезодермы боковой пластинки развивающимися жаберными щелями и играют в лучшем случае незначительную роль в развитии скелетных и соединительных тканей, образуя у зародыша мелкие головные пузырьки, из стенок которых возникают мышцы глазного яблока. Три тонких головных нерва (III, IV и VI) связаны с тремя этими сомитами и иннервируют формируемые ими мышцы (т. 2, с. 274).

У подавляющего большинства позвоночных из данных сомитов развиваются шесть типичных лентовидных мышц (рис. 205). Они начинаются от поверхности мозговой коробки и расходятся наружу, прикрепляясь к глазному яблоку по краю его внутреннего полушария. Сокращение их в различных сочетаниях поворачивает глаз в любом нужном направлении. Четыре из них (**прямые мышцы**) начинаются сзади, часто рядом с глазным стебельком или зрительным нервом, а у лучеперых рыб — обычно из глубокой ямки в черепе — **миодома** (myodoma). Другие две (**косые мышцы**), как правило, отходят от передней части глазницы. Обычно верхняя прямая (m. rectus superior) и верхняя косая (m. obliquus superior) мышцы прикрепляются к верхнему краю глазного яблока, пара нижних мышц (m. rectus inferior, m. obliquus inferior) — к его нижнему краю, а две оставшиеся прямые мышцы — к переднему, или внутреннему (m. rectus anterior),

и заднему, или наружному (*m. rectus posterior*), краям. У млекопитающих начало верхней косой мышцы сместилось вверх, и она проходит к месту окончания через блок (*trochlea*), которому обязан своим названием иннервирующий ее тонкий нерв.

Четыре из этих шести мышц иннервируются III нервом, верхняя косая — IV (блоковым — *n. trochlearis*), а задняя прямая — VI. Как из этого и следует, в эмбриогенезе четыре мышцы возникают из первого по счету сомита и по одной — из двух других.

Конечно же, от этого основного плана строения шести глазных мышц известны отклонения. У миксин и других позвоночных с дегенерировавшими глазами соответственно дегенерируют или исчезают перечисленные мышцы, а гомология некоторых мышц миног точно неизвестна. Часто (особенно у тетрапод) имеются дополнительные мышцы. У большинства тетрапод (птицы и приматы составляют исключение) ретрактор глазного яблока (*m. retractor bulbi*) втягивает его в глазную впадину; у большинства амниот из мышц глазного яблока развивается подниматель верхнего века (*m. levator palpebrae superioris*), а различные в разных случаях пучки ретрактора закрывают глаз мигательной перепонкой.

## МЫШЦЫ КОНЕЧНОСТЕЙ

Мускулатура парных конечностей в ходе эволюции формировалась из общей системы туловищных миотомов и, следовательно, относится к соматической. Однако мышцы конечностей настолько своеобразны по своей природе и по положению и настолько важны у высших позвоночных, что заслуживают особого рассмотрения.

Мы уже отметили уменьшение осевой мускулатуры у тетрапод; вместе с тем, мышцы конечностей, небольшие по размеру и простые по строению у рыб, у наземных позвоночных по мере того как принимают на себя основную локомоторную нагрузку достигают огромной относительной массы и высокой сложности.

Как производные соматической системы мышцы конечностей должны, по крайней мере теоретически, развиваться из миотомов. Похоже, что у некоторых низших позвоночных (в частности, у акул) это удастся проследить. От вентральных концов значительного числа миотомов развивающихся около основания парных плавников, вытягиваются парные пальцевидные выросты, образующие над и под скелетом плавника скопления зачаточной мышечной ткани (рис. 196). Однако для тетрапод происхождение этих мышц из миотомов не доказано, а они развиваются как уплотнения мезенхимы в области почки конечности. Возможно, конечно, что эта мезенхима — производное миотомов, но доказательств этого опять же нет.

**ПАРНЫЕ ПЛАВНИКИ.** Их мускулатура проста: обычно легко различимы две противолежащие небольшие мышечные группы, идущие от пояса наружу, к основанию плавника (рис. 206, Б). Дорсальная мышечная масса исходно служит для поднимания или отведения плавника от тела, а вентральная — для его опускания или приведения. Кроме того, из обеих групп могут выделяться мелкие пучки, служащие для ротации плавника или других особых движений.

**КОНЕЧНОСТИ ТЕТРАПОД.** Здесь мы встречаемся с другой ситуацией. Мускулатура конечностей не только намного объемистее, но и намного сложнее. Однако ход ее развития дает ключ к естественной классификации этих мышц.

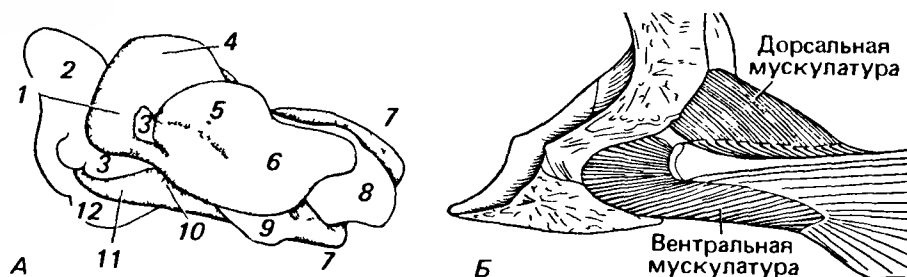


Рис. 206. А. Вид снаружи левого плечевого пояса, конечности и ее мускулатуры у зародыша ящерицы (скелет оставлен белым, мышечная ткань показана точками). Б. Плечевой пояс с плавником у рыбы (осетра). В парных плавниках рыб мускулатура состоит просто из противоположащих дорсальной и вентральной мышечных масс. У взрослых тетрапод конечности имеют большое число обособленных мышц, но у зародышей они еще объединены в две противоположащие массы, сопоставимые с таковыми плавников рыб. На изображенной стадии эти две массы только начинают дифференцироваться на мышцы взрослого животного (см. рис. 207, А). Дорсальная масса хорошо видна; вентральная масса в основном скрыта под конечностью (в которой кисть еще не развита). 1 — *m. deltoideus*; 2 — лопатка; 3 — плечевая «кость»; 4 — *m. latissimus dorsi* + *m. subcoracoscapularis*; 5 — *m. triceps brachii*; 6 — разгибатели предплечья; 7 — сгибатели предплечья; 8 — локтевая «кость»; 9 — лучевая «кость»; 10 — *m. brachialis*; 11 — *m. supracoracoideus*; 12 — кораконидный отдел.

В онтогенезе наземной конечности рано, пока рука или нога представляет собой еще относительно короткий вырост тела, на верхней и на нижней поверхностях ее развивающегося скелета формируются две массы зачаточной мышечной ткани (рис. 206, А). Эти две массы, несомненно, эквивалентны противоположащим дорсальной и вентральной мышечным массам, поднимающей и опускающей у рыб парные плавники. Из них образуются в ходе роста и расщепления все сложные мышцы развитой конечности: из дорсальной массы — разгибатели (и связанные с ними мышцы пояса), из вентральной — сгибатели.

В старых работах часто различали «внешние» и «собственные» мышцы конечности; первое из названий дано мышцам, идущим либо к поясу, либо к самой конечности от туловища, а второе — не выходящим за пределы конечности и пояса. Это разграничение только запутывает, и его следует избегать. Эмбриологические исследования показывают следующее. С одной стороны, мышцы, идущие от туловища только к поясу конечности, вообще не принадлежат конечности, а являются видоизмененными осевыми мышцами, возникающими прямо из сомитов; с другой стороны, некоторые «истинные» мышцы конечности начинаются от туловища. Их «истинность» проявляется в эмбриональном развитии из части мышечной массы конечности и лишь более позднем распространении в туловище. Принадлежность мышцы определяется местом ее окончания (прикрепления), а не начала.

Сжатое обсуждение такой сложной системы, как мышцы конечностей, весьма затруднительно, потому что организация этой мускулатуры у разных групп (а также, как это ни печально, ее номенклатура) крайне разнообразна. С одной стороны, можно было бы описать ее по таксономическим группам, исчерпав не только тему, но и терпение читателя. С другой стороны, можно было бы (как иногда и делается) ограничиться несколькими поверхностными обобщениями о разгибателях, сгибателях и т. д., а затем поспешно перейти к дальнейшим разделам. Мы выберем промежуточный путь, включающий, вероятно, недостатки обеих крайностей. Будут рассматриваться и сравниваться различные группы

мышц конечностей у 1) ящерицы, представляющей их в общем первичное и «усредненное» для тетрапод состояние<sup>1</sup>, и 2) примитивного млекопитающего опоссума (*Didelphis*), на котором можно проследить специализацию этой мускулатуры в линии млекопитающих. Затем последует несколько замечаний о мускулатуре других форм, и будет представлена таблица гомологии.

Мышцы обеих пар конечностей можно естественно подразделить на дорсальную и вентральную группы, которые во взрослом состоянии проксимально не сразу различимы, но дистально четко соответствуют разгибателям и сгибателям. Мы последуем этой логике, рассматривая мышцы грудных, а затем тазовых конечностей. Функции конкретных мышц интересуют нас мало. Необходимо подчеркнуть, что движения редко выполняются за счет сокращения единственного мышечного элемента. Обычно взаимодействует несколько мышц, силы которых складываются. Функция мышцы зависит от того, в составе какой группы она действует. Такое взаимодействие хорошо изучено лишь в немногих случаях.

**ГРУДНАЯ КОНЕЧНОСТЬ** *Дорсальные мышцы* (рис. 207, 208). Несколько дорсальных мышц отвечают за многие движения плечевой кости относительно плечевого пояса, прикрепляясь около ее головки. У рептилий и млекопитающих на поверхности находятся крупные веерообразные мышцы этого типа: **широчайшая спины** (*m. latissimus dorsi*) и **дельтовидная** (*m. deltoideus*); первая начинается от поверхности спины и бока, а вторая — от лопатки и ключицы (часто в виде двух частей). У млекопитающих лопаточная часть дельтовидной мышцы, бравшая у рептилий начало от переднего края лопатки, теперь отходит от ости, расположенной по ее центру. Один из пучков широчайшей мышцы у млекопитающих приобрел связь с лопаткой и отделился в виде **большой круглой мышцы** (*m. teres major*)<sup>2</sup>. Связанная с широчайшей мышцей у ее окончания глубоко залегающая мышца — **подкоракоиднолопаточная** (*m. subcoracoscapularis*) у рептилий или **подлопаточная** (*m. subscapularis*) у млекопитающих — отходит от внутренней поверхности пояса. У рептилий от наружной поверхности лопатки начинается маленькая глубокая мышца, называемая **передней лопаточноплечевой** (*m. scapulohumeralis anterior*); у млекопитающих она оттеснена к заднему краю лопасти лопатки в качестве **малой круглой** (*m. teres minor*).

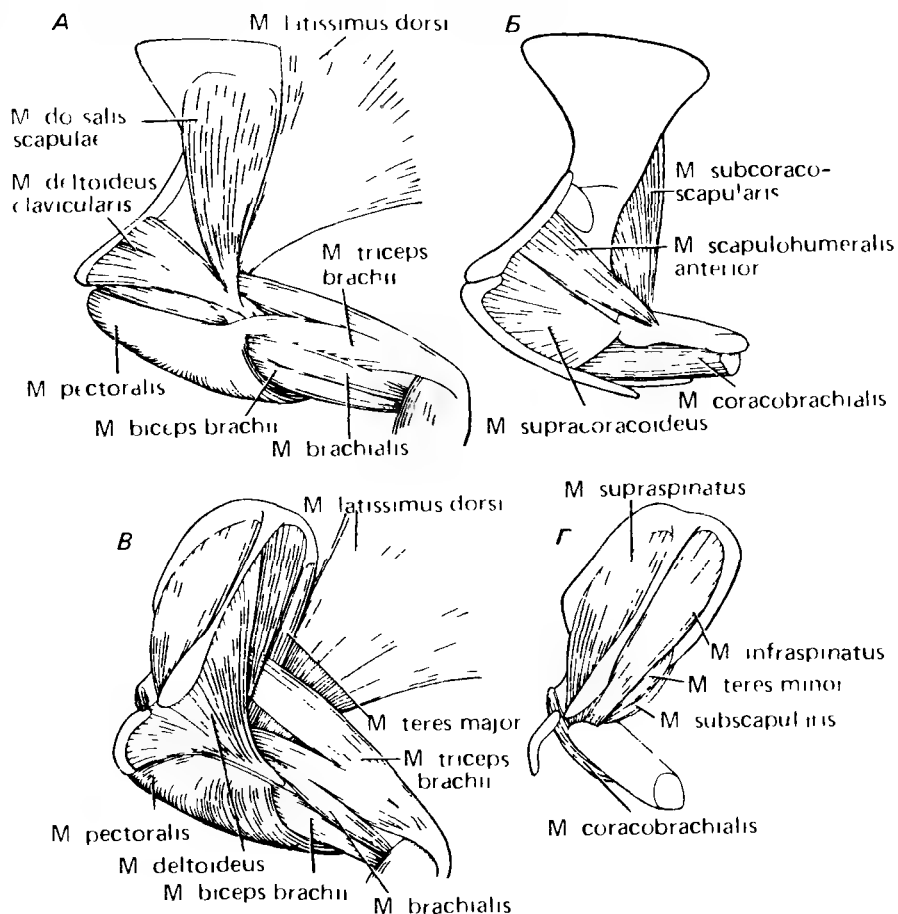
Дорсальная поверхность плечевой кости покрыта крупной **трехглавой мышцей плеча** (*m. triceps brachii*), которая начинается от этого элемента, и одной или более головками от прилежащих частей пояса; дистально она прикрепляется к локтевому отростку (*olecranon*) локтевой кости (это прикрепление фактически объясняет его существование) и служит для разгибания локтя. Дорсальная мускулатура грудной конечности продолжается дистальнее локтя серией мышц-разгибателей. У ящерицы и опоссума их организация в принципе сходна (см. рис. 208, А, Г).

**Вентральные мышцы** (рис. 207, 208). На нижней стороне плеча важная поверхностная мышца — **грудная** (*m. pectoralis*) — простирается далеко назад поверх грудины и ребер, а спереди оканчивается на мощном отростке у проксимального

<sup>1</sup> Другие рептилии (кроме гаттерии) и бесхвостные амфибии более специализированы, а у хвостатых амфибий мускулатура конечностей вторично редуцирована.

<sup>2</sup> Эмбриологические данные свидетельствуют в пользу гомологии большой круглой мышцы млекопитающих и задней лопаточноплечевой (*m. scapulohumeralis posterior*) у рептилий (в тексте не указано, см. табл. 2) как задненаружных производных подлопаточной группы (Cheng, 1955). — *Прим. перев.*

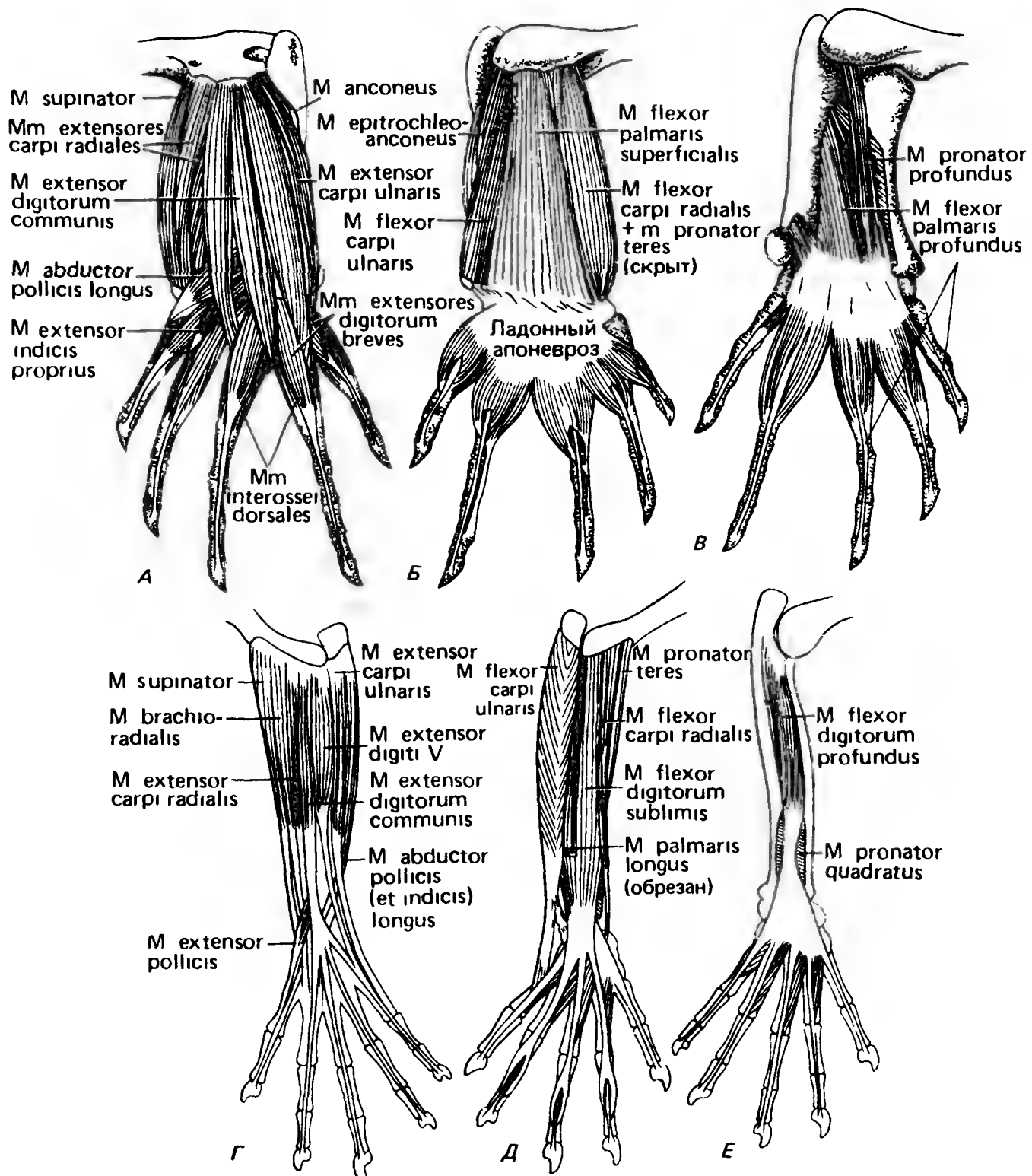




Мышцы левого плечевого пояса и плеча у ящерицы (А, Б) и опоссума (В, Г) (вид сбоку), на правых рисунках для обоих животных показаны сопоставимые глубокие слои — после удаления широчайшей, дельтовидной, грудной, трехглавой, двуглавой и плечевой мышц. Особого внимания заслуживает миграция надкоракоидной мышцы вверх с превращением в две «остные» мышцы

конца плечевой кости. Она с большой силой тянет эту кость вниз и назад, что имеет большое значение при локомоции. Из грудной мышцы происходит также главная подкожная мышца млекопитающих, *m. panniculus carnosus* (см. т. I, с. 354). От заднего конца коракоида вдоль нижней стороны плечевой кости идет **коракоидноплечевая мышца** (*m. coracobrachialis*). Две мышцы сгибают конечность в локте: **плечевая** (*m. brachialis*), идущая в дистальном направлении от наружного и переднего края плечевой кости, и **двуглавая плеча** (*m. biceps brachii*), начинающаяся от коракоида.

Эти четыре мышцы расположены у низших тетрапод и млекопитающих сходно. Но для пятой мышцы рептилий, **надкоракоидной** (*m. supracoracoideus*), у млекопитающих на первый взгляд нет гомолога. Она, крупная и мясистая, начинается от коракоидной пластинки и идет к вентральной стороне плечевой кости. У примитивных тетрапод с расставленными в стороны конечностями эта мышца предотвращает провисание между ними туловища. У млекопитающих она присутствует в виде **заостной** (*m. infraspinatus*) и **предостной** (*m. supraspinatus*) мышц на лопатке (рис. 209). Такая значительная мышечная миграция, по-види-



Мышцы левого предплечья и кисти у ящерицы (А — В) и опоссума (Г — Е), несколько схематизированные и упрощенные. А и Г — внешний вид разгибательных поверхностей; Б и Д — поверхностные, В и Е — более глубокие слои сгибательной стороны. На разгибательной стороне наиболее крупным изменением от рептилий к млекопитающим является редукция коротких мышц кисти и образование сухожилий общего разгибателя, тянущихся в пальцы. Специальные длинные мышцы развились для управления «большим» и пятым пальцами. На сгибательной стороне у рептилий важной чертой является присутствие прочного и сложного апоневроза на «ладони», с которым соединяются длинные сгибатели — проксимально — и множество сухожилий и коротких мышц, идущих к пальцам. У млекопитающих он расщеплен надвое: длинная ладонная мышца оканчивается поверхностным апоневрозом (отрезан на рисунке), который лежит «над» запястьем, а под ним поверхностный сгибатель пальцев имеет (как и глубокий) широкую систему пальцевых сухожилий. В кисти глубоко расположены различные короткие сгибатели пальцев, которые не показаны.

мому, привела к редукции коракоидного отдела пояса, от которого у рептилий начиналась исходная мышца, и к развитию ости и предостной ямки лопатки млекопитающих. Мышца рептилий (как можно видеть на зародыше млекопитающего) проложила себе путь вверх, под дельтовидной мышцей, а) заняв старую лопасть лопатки в качестве заостной мышцы и б) захватив новообразован-

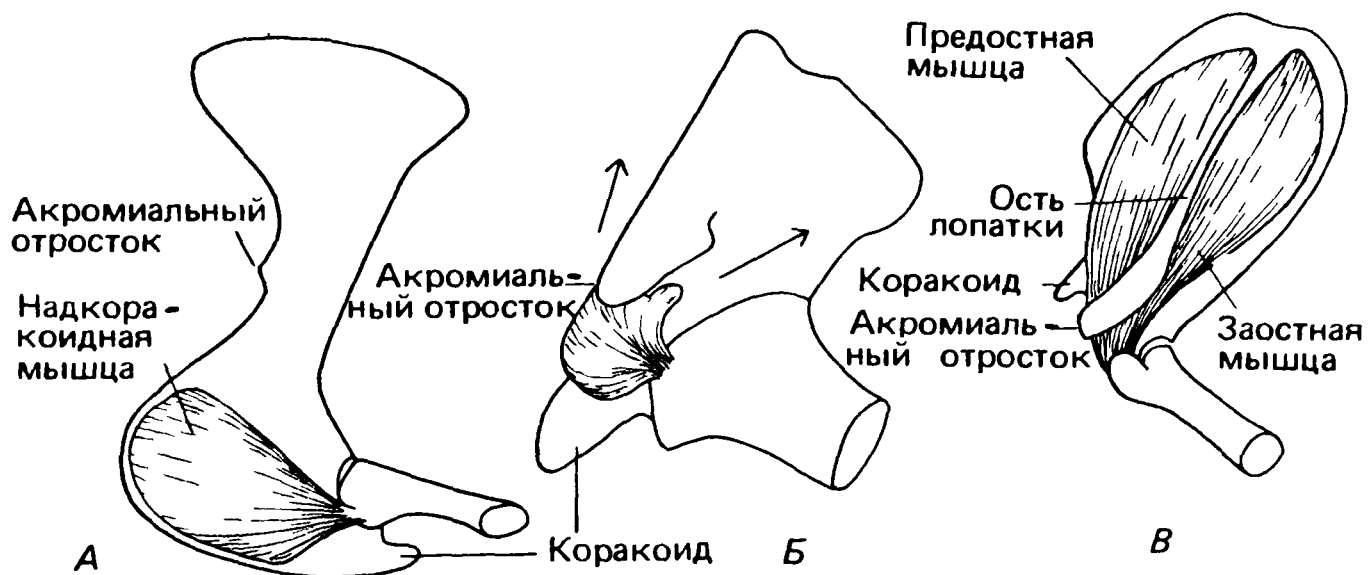


рис. 204 Схемы левых плечевых поясов ящерицы (А), зародыша опоссума (Б) и взрослого опоссума (В), на которых показано основное перемещение в плечевой мускулатуре при переходе от рептилий к млекопитающим и обусловленное этим видоизменение плечевого пояса. У ящерицы надкоракоидная мышца — крупная, расположена вентрально и идет от коракоидной пластинки к плечу. У зародыша опоссума сопоставимая мышца имеется, но на изображенной стадии она начинает расщепляться и расти вверх (в направлении стрелок) по обе стороны от акромиального отростка лопатки. У взрослых млекопитающих эта мышечная масса превратилась в расположенные дорсально предостную и заостную мышцы; для размещения предостной мышцы образовался новый отдел лопатки, тогда как коракоид стал рудиментарным (В — по Cheng)

ную полку — предостную ямку. При этом дельтовидная мышца осталась на старом переднем крае — ныне ости лопатки. При измененном положении конечностей у млекопитающих надкоракоидная мышца сохранила свою поддерживающую функцию, так как две гомологичные ей мышцы оканчиваются на самом кончике плечевой кости перед плечевым суставом; результирующее действие рычага стремится поворачивать конечность вниз и вперед или, наоборот, толкать тело вверх и назад при опоре на кисть.

В дистальной части конечности основное пропульсивное усилие — предплечья и пальцев, выполняется мышцами вентральной, сгибательной поверхности, которые вследствие этого мощнее разгибателей. Длинные сгибатели начинаются от внутреннего надмыщелка плечевой кости и расходятся к нижнему концу предплечья и к кисти. Пальцы сгибает самая глубокая мышца, идущая от локтя (*m. flexor palmaris profundus*), огибающая с нижней стороны запястье. У рептилий под запястьем поверхностнее ее пальцевых сухожилий образуется апоневроз, к которому другие длинные сгибатели крепятся проксимально, а некоторые из коротких пальцевых мышц — дистально. У млекопитающих он подразделился на два налегающих друг на друга сухожильных листка.

**ТАЗОВАЯ КОНЕЧНОСТЬ Дорсальные мышцы** (рис. 210, 211). Как и в грудной конечности, мышцы дистальной части здесь уже внешне можно разделить на дорсальную и вентральную (разгибательную и сгибательную) группы, а проксимальные мышцы — разделить точно так же на эмбриологической основе.

Некоторые мышцы или группы мышц бедра низших тетрапод и млекопитающих легко сопоставимы. У рептилий мощная мясистая **внутренняя лобково-седалищнобедренная мышца** (*m. puboischiofemoralis internus*) (и что за названия!) начинается от поясничного отдела позвоночника и внутренней поверхности пояса и, проходя назад, оканчивается на бедренной кости около ее головки. У

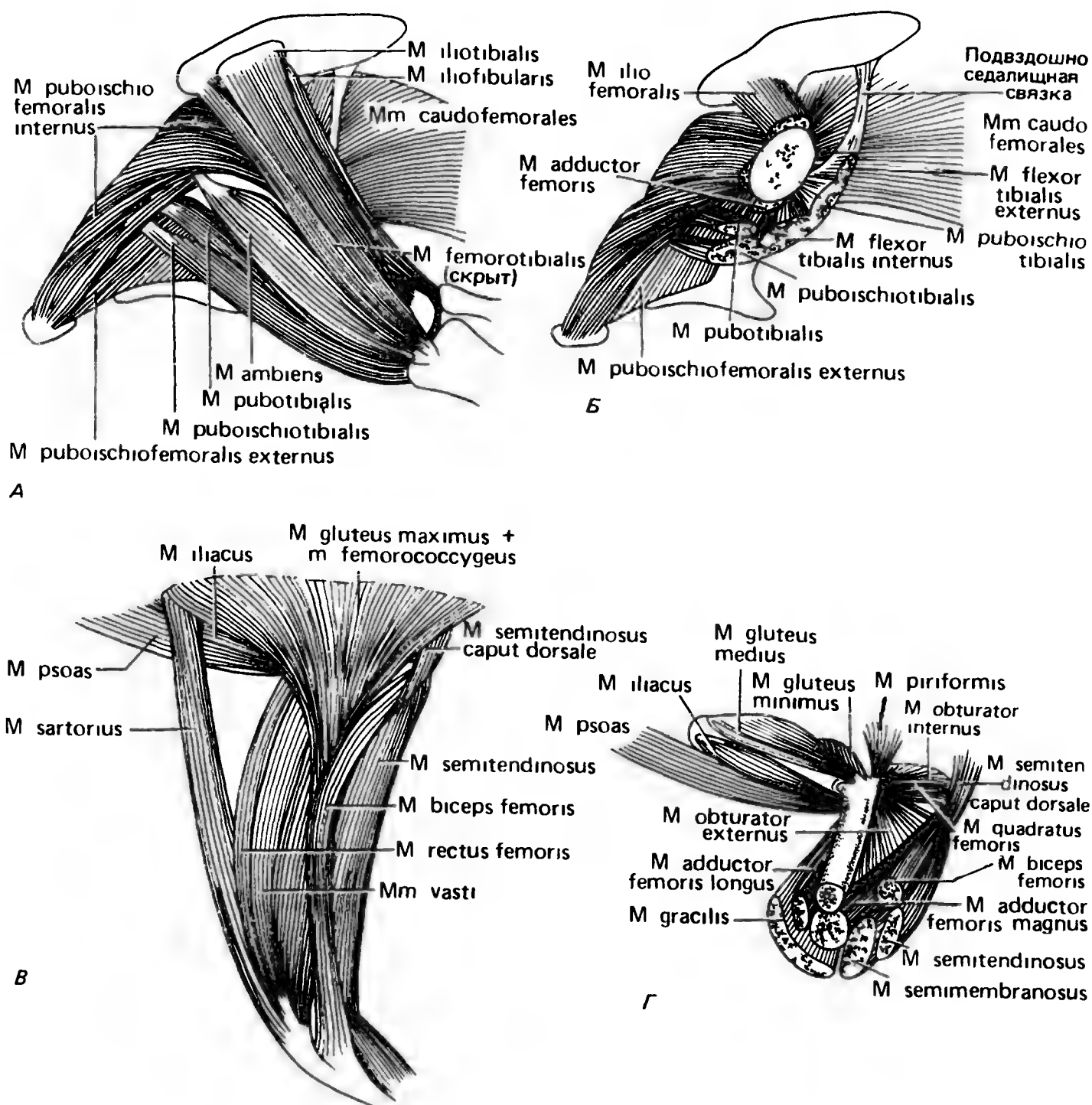


Рис. 10 Мышцы таза и бедра (вид сбоку) у ящерицы (А, Б) и опоссума (В, Г)  
А, Б Вид с поверхности Б, Г Препараты, показывающие более глубокие слои мускулатуры Передний конец обращен влево

млекопитающих она расщеплена на поясничную (*m. psoas*), подвздошную (*m. iliacus*) и гребешковую (*m. rectineus*) мышцы, идущие соответственно от поясничного отдела позвоночника, подвздошной и лобковой костей. У млекопитающих группа мышц-разгибателей идет к головке большой берцовой кости, — **прямая мышца бедра** (*m. rectus femoris*), начинающаяся от подвздошной кости, и **широкие мышцы** (*mm. vasti*), отходящие от бедренной кости; они часто бывают скомпонованы в **четырёхглавую мышцу бедра** (*m. quadriceps femoris*), оканчиваясь сухожилием, в котором помещается коленная чашка млекопитающих. Иногда с четырёхглавой объединена и портняжная мышца (*m. sartorius*). У рептилий первым гомологичны соответственно передняя часть подвздошнобольшеберцовой мышцы (*m. iliotibialis pars anterior*)<sup>1</sup> и бедреннобольшеберцовая мышца (*m. fe-*

<sup>1</sup> Задняя часть подвздошноберцовой мышцы рептилий в свете новейших данных (Jones, 1979) поставлена в соответствие большой ягодичной (*m. gluteus maximus*) и бедреннокобчиковой (*m. femorococcygeus*) мышцам млекопитающих — см табл 2 — Прим перев

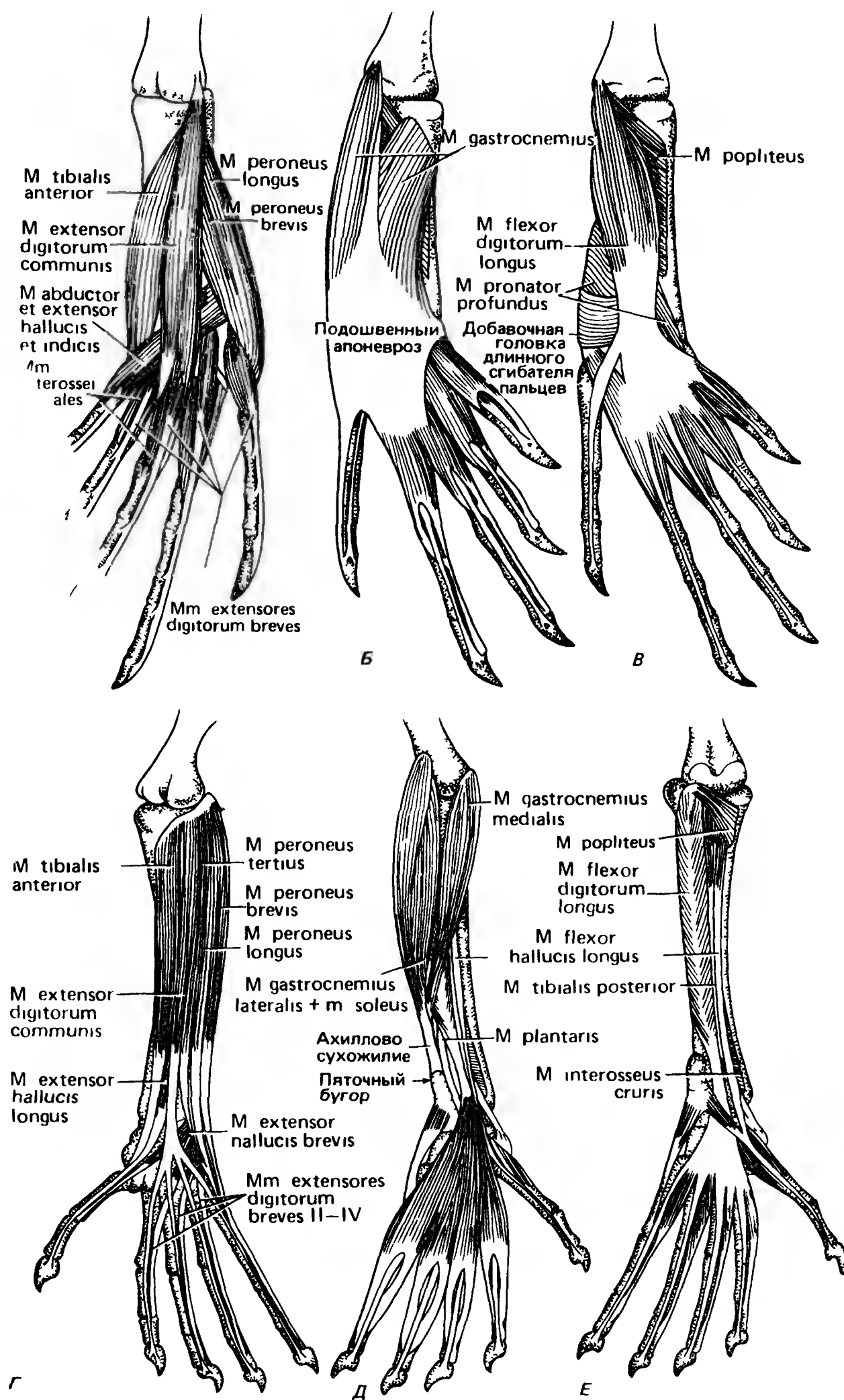


Рис. 211 Мышцы левой голени и стопы у ящерицы (А — В) и опоссума (Г — Е), несколько схематизированные и упрощенные. А, Г. Внешний вид разгибательных поверхностей. Б и Д — поверхностные, В и Е — более глубокие слои сгибательной стороны. Разгибатели голени и стопы ящерицы похожи на разгибатели ее предплечья и кисти, только здесь слабее подразделена мускулатура на внутреннем (большеберцовом = лучевом) крае. При переходе к млекопитающим видоизменения похожи на наблюдаемые в передней ноге, а именно образуются пальцевые сухожилия общего

morotibialis), а портняжной, вероятно, соответствует охватывающая мышца (*m. ambiens*)

Две другие мышцы, начинающиеся от подвздошной кости у рептилий, не так просто сопоставить с мышцами млекопитающих. Как уже отмечалось, у последних сильно изменилось положение бедра, следовательно, можно ожидать сдвигов и в его мускулатуре. У рептилий подвздошнобедренная мышца (*m. iliofemoralis*) от лопасти подвздошной кости идет непосредственно вбок и оканчивается на верхней поверхности бедренной кости. У млекопитающих ей, по-видимому, соответствуют мощные глубокие ягодичные мышцы (*m. gluteus medius*, *m. g. minimus*), в том числе и грушевидная мышца (*m. piriformis*). Они идут назад и вниз (не наружу) от подвздошной кости к бедренной и прикрепляются к проксимальному концу кости, за который они посредством рычага поворачивают колено назад, или, наоборот, толкают тело вверх и вперед при опоре на стопу. Кроме того, у рептилий к малой берцовой кости от подвздошной идет длинная подвздошно-малоберцовая мышца (*m. iliofibularis*); ее гомологом у млекопитающих является более глубокая и часто утрачиваемая тончайшая мышца (*m. tenuissimus*).

Дистальнее колена план строения разгибателей тазовой конечности у ящериц и млекопитающих в целом такой же, что и в грудной конечности (см. рис 208, 211)

**ВЕНТРАЛЬНЫЕ МЫШЦЫ** (рис. 210, 211) Эти мышцы в бедренной области главным образом приводят бедренную кость и сгибают колено, т. е. при локомоции поднимают тело от земли и толкают его вперед, в связи с чем они велики, важны и сложны. По расположению выделяются три основные их группы:

1. Мышцы, идущие от таза к бедренной кости, по большей части очень глубокие. Они включают три основных элемента. а) Крупная мышца, мясисто отходящая от значительной части наружной поверхности лобковой и седалищной костей (образование здесь окна связано именно с этим мышечным креплением) и оканчивающаяся на нижней стороне бедренной кости около ее головки, тянет бедро вниз. У рептилий она называется **наружной лобково-седалищнобедренной** (*m. puboischiofemoralis externus*); у млекопитающих ей гомологична главным образом **наружная запирательная мышца** (*m. obturator externus*), но **квадратная мышца бедра** (*m. quadratus femoris*) является обособленной частью этой же мышечной массы. б) Меньшая мышца, выходящая сзади с внутренней стороны седалищной кости и идущая к головке бедренной кости, называется у низших тетрапод **седалищновертель-**

разгибателя и развиваются длинные мышцы, действующие на первый и пятый пальцы. Сгибатели стопы ящерицы похожи на сгибатели кисти во многих отношениях, включая присутствие прочного плантарного (подошвенного) апоневроза, к которому как проксимально, так и дистально крепится значительная часть мускулатуры. Однако здесь отсутствуют краевые сгибатели и образовалась мощная двухголовчатая икроножная мышца. У млекопитающих икроножная мускулатура (за исключением подошвенной мышцы) приобрела новое прикрепление на пяточной кости. Вместе с тем длинный сгибатель пальцев переходит в апоневроз, от которого, как и у рептилий, тянутся дистальные сухожилия и мышцы пальцев (на *Е* поверхностные мышцы этой системы удалены, чтобы были видны более глубокие сухожилия и мышцы). И у рептилий, и у млекопитающих на сгибательной стороне имеются глубокие короткие мышцы пальцев, не показанные на рисунках.



- ной (*m. ischiotrochantericus*), у млекопитающих она представлена внутренней запирающей (*m. obturator internus*) и меньшими по размеру близнечными мышцами (*mm. gemelli*). в) У рептилий начинающаяся от лобковой и седалищной костей приводящая мышца бедра (*m. adductor femoris*) идет далеко вниз по вентральной стороне бедренной кости; ей гомологичны два из трех изменчивых аддукторов бедра млекопитающих.
2. Большая и сложная группа длинных мышц, сгибающих колено, покрывает нижнюю поверхность бедра. Самый поверхностный их пласт — это стройная мышца (*m. gracilis*), у рептилий обычно называемая лобковоседалищнобольшеберцовой (*m. puboischiotibialis*). Изменчивые глубже залегающие брюшки, называемые у рептилий наружным большеберцовым сгибателем (*m. flexor tibialis externus*) и внутренними большеберцовыми сгибателями (*mm. flexores tibiales interni*), по-видимому, гомологичны двуглавой бедра (*m. biceps femoris*), полусухожильной (*m. semitendinosus*) и полуперепончатой (*m. semimembranosus*) мышцам млекопитающих. Отдельная глубокая мышца рептилий — лобковобольшеберцовая (*m. pubotibialis*) — возможно, гомологична длинной приводящей мышце бедра млекопитающих (*m. adductor femoris longus*).
3. У типичных рептилий от нижней стороны хвостовых позвонков идут вперед две мощные вентральные мышцы конечности — длинная и короткая хвостовобедренные (*mm. caudofemorales longus et brevis*), переходящие в сухожилия, которые оканчиваются посередине длины бедренной кости. Они мощно тянут ее назад, внося таким образом большой вклад в перемещение тела вперед. Однако у млекопитающих эта группа мышц редуцировалась, и окончание короткой мышцы сдвинулось дистальнее; она стала называться *m. caudofemoralis*, а длинная — *m. semitendinosus caput dorsale*.

Длинные вентральные мышцы более дистальных отделов тазовой конечности образуют у всех тетрапод мощную группу. Большую часть их массы составляет икроножная мышца (*m. gastrocnemius*); ее брюшки образуют «икру» ноги. У рептилий на пути к нижней стороне стопы ей приходится огибать предплюсну, и в месте этого перегиба возник апоневроз, к которому с проксимального и дистального концов крепятся мышцы и сухожилия. У млекопитающих выработался новый механизм выпрямления стопы — икроножные мышцы оканчиваются на бугре пяточной кости ахилловым сухожилием (рис. 212).

**МЫШЦЫ КОНЕЧНОСТЕЙ У ДРУГИХ ГРУПП ТЕТРАПОД.** Мы не будем обсуждать все варианты строения, наблюдаемые у других, «немлекопитающих» четвероногих. Среди рептилий у гаттерии оно почти во всех отношениях такое же, как у ящериц. У черепах наличие панциря привело к особому характеру локомоции. Мышцы конечностей, как и их скелет, соответственно видоизменились, но основной план строения сравним с таковым у ящериц; наиболее заметны отличия, вызванные своеобразной ориентацией плечевого пояса (см. т. 1, с. 236). У крокодилов большая часть мышц напоминает мышцы ящериц, но некоторые особенности наводят на мысль об их родстве с птицами. Модификация таза связана с заметными изменениями в организации вентральных мышц бедра, обусловленными особым положением задних конечностей, которые движутся вдоль боков тела, тогда как у типичных рептилий они отставлены в стороны.

В крыле птиц чрезвычайно сильно развита грудная мышца, в полете прикладывающая к конечности главное усилие, направленное вниз и назад; она

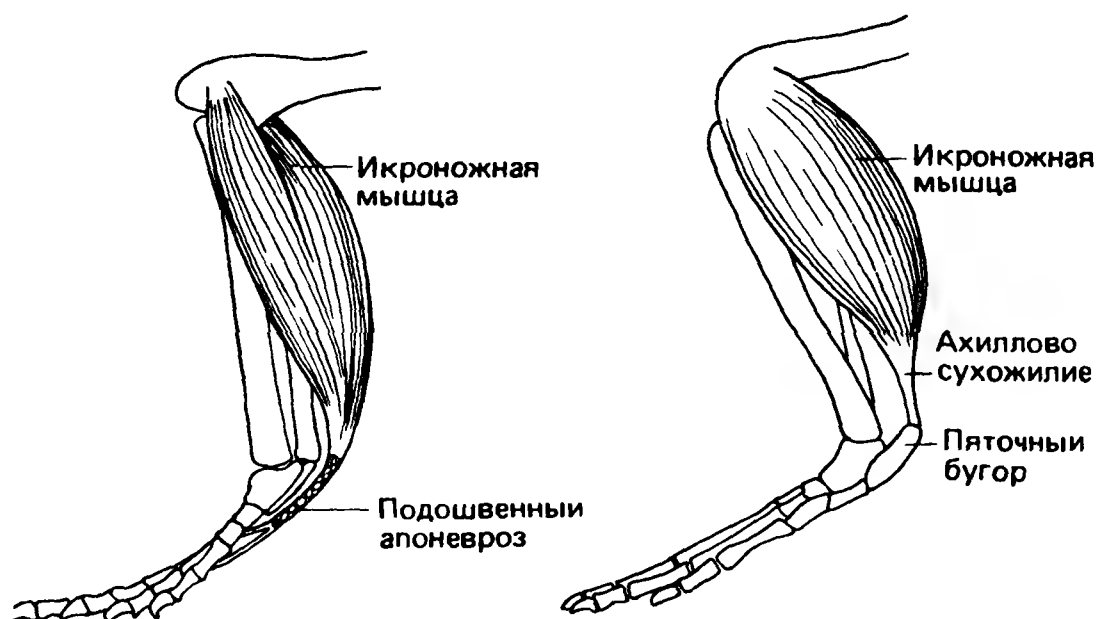


Рис. 21. Изображения сбоку задней ноги ящерицы (слева) и типичного млекопитающего (справа), показывающие разницу действия икроножной мышцы. У низших тетрапод эта мышца огибает предплюсневой отдел и прикладывает силу к нижней поверхности стопы, прикрепляясь к листку соединительной ткани — плантарному апоневрозу, — который в свою очередь соединяется с пальцами (см. рис. 211, Б). У млекопитающих ее действие упрощено посредством образования бугра на пяточной кости (см. рис. 211 Д), прикрепляясь к нему сухожилием, мышца поднимает пятку над землей.

составляет большую часть «белого мяса» курицы. Залегающая глубже, меньшая по размеру надкоракоидная мышца (*m. supracoracoideus*), часто неверно называемая малой грудной (*m. pectoralis minor*), связана сухожилием с дорсальной поверхностью плечевой кости и, таким образом, поднимает крыло; ее вентральное расположение смещает вниз центр тяжести тела, что способствует устойчивости во время полета. Дорсальные мышцы крыла относительно слабы. Большая часть короткой мускулатуры пальцев исчезла, но развились особые дорсальные пучки, подходящие к толстой кожной перепонке крыла. Тазовые мышцы еще сильнее, чем у крокодилов, специализированы в связи с приведенным к телу положением задних конечностей и связанными с этим видоизменениями тазового пояса.

У хвостатых амфибий строение мускулатуры конечностей простое, но это, вероятно, вторично упрощенное, а не примитивное состояние. Утрата предкового покровного плечевого пояса привела к специализации плечевых мышц. Ключичная дельтовидная отходит от длинного переднего отростка коракоида в виде длинной прокоракоидноплечевой мышцы (*m. procoraco humeralis longus*). В плече амфибий нет двуглавой мышцы. Вероятно, у амниот она возникла путем сращения волокон надкоракоидной мышцы с плечевой; у некоторых хвостатых амфибий и у всех бесхвостых часть первой из них отделяется в качестве коракоиднолучевой (*m. coracoradialis*), посылающей длинное сухожилие к лучевой кости и, таким образом, до некоторой степени выполняющей функцию двуглавой<sup>1</sup> при сгибании локтя.

<sup>1</sup> Коракоиднолучевая мышца амфибий, возможно, все же гомологична двуглавой амниот, что и отражено ниже в табл. 2. Однако в более ранних изданиях (при жизни А. Ромера) в соответствии с настоящим текстом коракоиднолучевая мышца амфибий в табл. 2 была помещена в одной строке с надкоракоидной — Прим. перев.



ТАБЛИЦА 2 Гомология мышц различных групп тетрапод<sup>1</sup>

Грудная конечность, дорсальная мускулатура

| Млекопитающие                                                 | Рептилии                                                    | Птицы                                                                                        | Бесхвостые амфибии                                                      | Хвостатые амфибии                                        |
|---------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| m. latissimus dorsi }<br>m. teres major }                     | m. latissimus dorsi                                         | m. latissimus dorsi                                                                          | m. latissimus dorsi                                                     | m. latissimus dorsi                                      |
| m. subscapularis                                              | { m. scapulohumeralis posterior<br>m. subcoracoscapularis } | { m. scapulohumeralis posterior<br>m. coracobrachialis posterior<br>m. subcoracoscapularis } | _____ <sup>2</sup>                                                      | m. subcoracoscapularis                                   |
| m. deltoideus                                                 | { m. dorsalis scapulae<br>m. deltoideus clavicularis }      | { m. deltoideus +<br>m. tensor propatagialis }                                               | { m. dorsalis scapulae<br>m. deltoideus }                               | m. deltoideus scapularis<br>m. procoracohumeralis longus |
| m. teres minor                                                | m. scapulohumeralis anterior                                | m. scapulohumeralis anterior                                                                 | m. scapulohumeralis brevis                                              | m. procoracohumeralis brevis                             |
| m. triceps brachii                                            | m. triceps brachii                                          | m. triceps brachii                                                                           | m. anconeus                                                             | m. triceps brachii                                       |
| m. supinator                                                  | m. supinator                                                | m. extensor antebrachii radialis                                                             | m. extensor antebrachii radialis                                        | m. supinator longus                                      |
| m. brachioradialis<br>mm. extensores carpi radiales }         | mm. extensores carpi radiales                               | m. extensor metacarpi radialis                                                               | { mm. flexores antebrachii<br>laterales<br>m. extensor carpi radialis } | mm. extensores carpi radiales                            |
| m. extensor digitorum communis<br>m. extensor digiti quinti } | m. extensor digitorum communis                              | m. extensor digitorum communis                                                               | m. extensor digitorum communis                                          | m. extensor digitorum communis                           |
| m. extensor carpi ulnaris<br>m. anconeus                      | m. extensor carpi ulnaris<br>m. anconeus                    | m. extensor metacarpi ulnaris<br>m. ectepicondylolunaris                                     | { m. extensor carpi ulnaris<br>m. epicondylolubitalis }                 | m. extensor carpi ulnaris                                |
| mm abductores pollicis                                        | m. abductor pollicis longus                                 | m. abductor pollicis                                                                         | m. abductor indicis longus                                              | m. supinator manus                                       |
| mm extensores digitorum I—III                                 | mm. extensores digitorum breves                             | mm. extensores digitorum breves                                                              | mm. extensores digitorum breves                                         | mm. extensores digitorum breves                          |
| _____                                                         | mm interossei dorsales                                      | _____                                                                                        | mm. interossei dorsales                                                 | mm. interossei dorsales                                  |

Грудная конечность, вентральная мускулатура

| Млекопитающие                                      | Рептилии                                                                  | Птицы                                                                            | Бесхвостые амфибии                                                | Хвостатые амфибии                                            |
|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
| m. pectoralis                                      | m. pectoralis                                                             | m. pectoralis                                                                    | m. pectoralis                                                     | m. pectoralis                                                |
| m. supraspinatus }<br>m. infraspinatus }           | m. supracoracoideus                                                       | { m. coracobrachialis anterior<br>(s. deltoideus minor)<br>m. supracoracoideus } | m. coracohumeralis                                                | m. supracoracoideus                                          |
| m. biceps brachii                                  | m. biceps brachii                                                         | m. biceps brachii                                                                | m. coracoradialis                                                 | m. coracoradialis                                            |
| mm. coracobrachiales                               | mm. coracobrachiales                                                      | m. coracobrachialis                                                              | mm. coracobrachiales                                              | mm. coracobrachiales                                         |
| m. brachialis                                      | m. brachialis inferior                                                    | m. brachialis                                                                    | —                                                                 | m. brachialis                                                |
| m. pronator teres<br>m. flexor carpi radialis      | { m. pronator teres<br>m. flexor carpi radialis }                         | m. pronator superficialis                                                        | { m. flexor antebrachii medialis<br>mm. flexores carpi radiales } | { m. flexor carpi radialis<br>mm. flexores carpi radiales }  |
| m. flexor digitorum sublimis<br>m. palmaris longus | { m. flexor palmaris superficialis<br>m. flexor digitorum superficialis } | m. flexor digitorum superficialis                                                | m. palmaris longus <sup>3</sup>                                   | m. flexor palmaris superficialis <sup>3</sup>                |
| m. epitrochleoanconeus<br>m. flexor carpi ulnaris  | { m. epitrochleoanconeus<br>m. flexor carpi ulnaris }                     | m. flexor carpi ulnaris                                                          | { m. epitrochleoanconeus<br>m. flexor carpi ulnaris }             | { m. flexor antebrachii ulnaris<br>m. flexor carpi ulnaris } |
| —                                                  | —                                                                         | —                                                                                | m. ulnocarpalis<br>(s. flexor vetus)                              | m. ulnocarpalis<br>(s. flexor vetus)                         |
| m. flexor digitorum profundus <sup>4</sup>         | m. flexor palmaris profundus                                              | m. flexor digitorum profundus                                                    | m. flexor palmaris profundus<br>(s. accessorius)                  | m. flexor palmaris profundus<br>(s. accessorius)             |
| m. pronator quadratus                              | m. pronator profundus                                                     | m. pronator profundus                                                            | m. pronator profundus                                             | m. pronator profundus                                        |

Поверхностные короткие сгибатели пальцев. m. palmaris brevis, mm. contrahentes digitorum, mm. lumbricales и т. д.

Глубокие короткие сгибатели пальцев mm. interossei volares и т. д.

Задняя конечность, дорсальная мускулатура

| Млекопитающие                   | Рептилии                        | Птицы                                                  | Бесхвостые амфибии                                                | Хвостатые амфибии                                 |
|---------------------------------|---------------------------------|--------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| m. sartorius                    | m. ambiens                      | m. ambiens                                             | ?m. tensor fasciae latae                                          | ?m. iliotibialis anterior                         |
| m. rectus femoris               |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. gluteus maximus              | m. iliotibialis                 | { m. sartorius<br>m. iliotibialis }                    | { m. cruralis<br>m. gluteus }                                     | m. iliotibialis posterior<br>(s. ilioextensorius) |
| m. femorococcygeus              |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| mm. vasti                       | m. femorotibialis               | mm. femorotibiales                                     |                                                                   |                                                   |
| m. tenuissimus                  | m. iliofibularis                | m. iliofibularis                                       | m. iliofibularis                                                  | m. iliofibularis                                  |
| m. iliacus                      |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. psoas                        |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. pectineus                    | m. puboischiofemoralis internus | m. iliofemoralis internus                              | { m. iliacus<br>m. pectineus<br>m. adductor longus }              | m. puboischiofemoralis internus                   |
| m. tensor fasciae latae         |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. gluteus minimus              |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. gluteus medius               | m. iliofemoralis                | { m. iliofemoralis externus<br>mm. iliotrochanterici } | m. iliofemoralis                                                  | m. iliofemoralis                                  |
| m. piriformis                   |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. tibialis anterior            | m. tibialis anterior            | m. tibialis cranialis                                  | m. extensor cruris brevis                                         | m. tibialis anterior                              |
| m. extensor digitorum comm      |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. extensor hallucis longus     | m. extensor digitorum communis  | m. extensor digitorum communis                         | m. tibialis anticus longus                                        | m. extensor digitorum communis                    |
| m. peroneus tertius             |                                 |                                                        |                                                                   |                                                   |
| m. peroneus longus              | m. peroneus longus              | m. peroneus longus                                     | m. peroneus                                                       | { m. peroneus longus<br>m. peroneus brevis }      |
| m. peroneus brevis              | m. peroneus brevis              | m. peroneus brevis                                     |                                                                   |                                                   |
| mm. extensores digitorum breves | mm. extensores digitorum breves | mm. extensores digitorum breves                        | { m. tibialis anticus brevis<br>mm. extensores digitorum breves } | mm. extensores digitorum breves                   |
|                                 | mm. interossei dorsales         |                                                        |                                                                   | mm. interossei dorsales                           |

# Задняя конечность, вентральная мускулатура

| Млекопитающие                                                | Рептилии                        | Птицы                                                                                     | Бесхвостые амфибии                                             | Хвостатые амфибии                                 |
|--------------------------------------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| m. obturator externus }<br>m. quadratus femoris }            | m. puboischiofemoralis externus | m. obturator                                                                              | m. adductor magnus caput dorsale                               | m. puboischiofemoralis externus                   |
| m. obturator internus }<br>mm. gemelli }                     | m. ischiochantericus            | m. ischiofemoralis                                                                        | { m. gemellus<br>m. obturator internus }                       | m. ischiofemoralis                                |
| m. adductor femoris brevis }<br>m. adductor femoris magnus } | m. adductor femoris             | m. puboischiofemoralis                                                                    | { m. obturator externus<br>m. quadratus femoris }              | m. adductor femoris (s. pubifemoralis)            |
| m. adductor femoris longus                                   | m. pubotibialis                 | —                                                                                         | m. adductor magnus caput ventrale                              | m. pubotibialis                                   |
| m. caudofemoralis                                            | m. caudofemoralis brevis }      | m. caudoiliofemoralis                                                                     | { m. piriformis<br>m. caudalipuboischiotibialis <sup>5</sup> } | m. caudofemoralis<br>m. caudalipuboischiotibialis |
| m. semitendinosus caput dorsale <sup>6</sup>                 | m. caudofemoralis longus }      | —                                                                                         | —                                                              | —                                                 |
| m. biceps femoris                                            | m. flexor tibialis externus     | m. flexor cruris lateralis                                                                | —                                                              | —                                                 |
| m. semitendinosus }<br>m. semimembranosus }                  | mm. flexores tibiales interni   | m. flexor cruris medialis                                                                 | { m. semimembranosus<br>m. gracilis }                          | m. ischioflexorius                                |
| m. gracilis                                                  | m. puboischiotibialis           | —                                                                                         | { m. semitendinosus<br>m. sartorius }                          | m. puboischiotibialis                             |
| m. gastrocnemius medialis }<br>m. gastrocnemius lateralis }  | m. gastrocnemius internus       | m. gastrocnemius pars medialis                                                            | m. plantaris longus <sup>3</sup>                               | m. flexor plantaris superficialis <sup>3</sup>    |
| m. soleus                                                    | m. gastrocnemius externus       | { m. gastrocnemius pars lateralis<br>m. gastrocnemius pars interme-<br>dia <sup>7</sup> } |                                                                |                                                   |
| m. plantaris                                                 | —                               | —                                                                                         |                                                                |                                                   |
| —                                                            | —                               | —                                                                                         | —                                                              | m. femorofibularis                                |
| —                                                            | —                               | —                                                                                         | —                                                              | m. fibulotarsalis (s. flexor vetus)               |
| m. flexor digitorum longus }<br>m. flexor hallucis longus }  | m. flexor digitorum longus      | { m. flexor digitorum longus<br>m. flexor hallucis longus }                               | —                                                              | m. flexor plantaris profundus (s. accessorius)    |
| m. popliteus                                                 | m. popliteus                    | m. popliteus }                                                                            | m. tibialis posticus                                           | { m. popliteus<br>m. pronator profundus }         |
| m. tibialis posterior                                        | m. pronator profundus           | m. plantaris }                                                                            |                                                                |                                                   |

| Задняя конечность, вентральная мускулатура                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |                      |       |                    |                                   |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------|-------|--------------------|-----------------------------------|
| Млекопитающие                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Рептилии             | Птицы | Бесхвостые амфибии | Хвостатые амфибии                 |
| m interosseus cruris                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | m interosseus cruris | _____ | _____              | m interosseus cruris <sup>8</sup> |
| Поверхностные короткие сгибатели пальцев m flexor digitorum brevis, mm contraentes digitorum, mm lumbricales и т д                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |                      |       |                    |                                   |
| Глубокие короткие сгибатели пальцев mm interossei plantares и т д                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |                      |       |                    |                                   |
| <p><sup>1</sup> Мы не пытались включить сюда все варианты, которые присутствуют у разных членов представленных в таблице групп, и многие детали упущены. Для каждой группы для большинства мышц дано только одно распространенное название, часто имеются синонимы. Во многих случаях гомологии сомнительны.</p> <p><sup>2</sup> В действительности у лягушки встречается рудимент m suboculoscapularis — Прим перев</p> <p><sup>3</sup> Эти сгибатели амфибий, в отличие от гомологичных им мышц амниот, контролируют движения конечных фаланг пальцев вместе с глубокими mm flexores accessorii — Прим перев</p> <p><sup>4</sup> У млекопитающих из этой группы может выделяться m flexor pollicis longus — Прим перев</p> <p><sup>5</sup> Эта мышца имеется только у примитивной формы <i>Ascarhus</i>, у которой она оканчивается на m semitendinosus (Noble 1922) — Прим перев</p> <p><sup>6</sup> Относительно гомологии данной мышцы, кроме точки зрения А Ромера, существует и другое, столь же обоснованное представление, ей может соответствовать m flexor tibialis externus рептилий, тогда m biceps femoris гомологичен одному из mm flexores tibiales interni (Jones, 1979) — Прим перев</p> <p><sup>7</sup> Из наружной икроножной мышцы рептилий, несомненно, дифференцировались также mm flexores perforati digitorum и mm flexores perforati et perforantes digitorum птиц — Прим перев</p> <p><sup>8</sup> У хвостатых амфибий в дистальной части предплечья тоже имеется небольшой m interosseus antebrachii — Прим перев</p> |                      |       |                    |                                   |

В задней конечности у хвостатых амфибий имеются существенные отличия от рептилий. У мышцы, эквивалентной четырехглавой бедра, нет мощных бедренных головок, присутствующих у всех амниот. На вентральной поверхности бедра длинные сгибатели колена сильно упрощены, а длинная хвостовобедренная мышца (называемая здесь *m. caudalipuboischiotibialis*) не достигает бедренной кости, а просто прикрепляется к краю лобковоседалищнобольшеберцовой мышцы. Икроножная мышца характерного для рептилий или млекопитающих строения отсутствует.

У бесхвостых амфибий эта мускулатура высоко развита, но сильно видоизменена в связи с передвижением прыжками и своеобразным строением скелета пояса и конечности. В табл. 2 приведены обычные названия главных мышц; эта таблица далеко не полна и не претендует на перечисление всех мышц любого конкретного животного. Номенклатура базируется на номенклатуре, применяемой для млекопитающих, но, как можно заметить, не всегда точно ее копирует.

Как и следует ожидать, широкое разнообразие конструкции скелета конечностей в различных группах млекопитающих сопряжено со множеством вариантов общего плана строения их мускулатуры. Утрата ключицы у некоторых групп нарушает обычные топографические соотношения в дельтовидной и грудной областях; сильные видоизменения кисти и стопы, естественно, привели к весьма своеобразным типам организации дистальной мускулатуры конечностей.

## МУСКУЛАТУРА БРАНХИОМЕРОВ

От обсуждавшейся до сих пор поперечнополосатой мускулатуры заметно отличается мускулатура жаберной области, высокоразвитая у рыб и сохраняющаяся, хотя и в сильно видоизмененном состоянии, даже у высших групп позвоночных. Подобно скелету и нервам глоточной области примитивных форм, эта висцеральная мускулатура весьма своеобразна и заслуживает внимания. В противоположность другой, поперечнополосатой мускулатуре, т. е. соматической, она возникает не из миотомов, а из мезенхимы, происходящей из висцерального листка боковой пластинки (см. рис. 80, В; 196). Гладкая мускулатура собственно кишки (позади глотки) образуется сходным образом, так что поперечнополосатые жаберные и гладкие кишечные мышцы — это не более, чем передняя и задняя части большой единой висцеральной системы мышц, первично располагавшейся в стенках пищеварительного тракта. Такая разница между ее частями, возможно, связана с особенностями функций переднего и заднего отделов. Для сбора пищи и дыхания (исходных функций рта и глотки) необходимы энергичные движения, свойственные поперечнополосатым мышцам; для более медленных сокращений, требуемых для процессов пищеварения, достаточно гладкой мускулатуры.

У высших позвоночных значительная часть поперечнополосатой висцеральной мускулатуры находится уже вне стенки кишки, формируя лицевые и челюстные мышцы и даже часть мускулатуры плечевого пояса. Однако первоначально она, по-видимому, располагалась именно в стенке глотки, т. е. истинно висцерально. Во многих случаях жаберные мышцы связаны со скелетными образованиями (исходно — с жаберной решеткой), тогда как более задние гладкие висцеральные мышцы лежат исключительно в мягких тканях кишки. Однако у круглоротых свя-

зи со скелетом не имеют существенного значения. Заметим, что локализация поперечнополосатых мышц кишки не ограничена глоточным отделом пищеварительной трубки, где находятся эти скелетные образования. У рыб они обычно распространяются назад, в пищевод. То же самое наблюдается у млекопитающих (хотя здесь эти мышцы могли появиться вторично). Таким образом, резкой границы между отделами тракта с поперечнополосатыми и с гладкими мышцами нет, что подчеркивает единство происхождения этих мышц.

У рыб и всех вышестоящих форм функция самой передней группы жаберных мышц сильно видоизменена для обслуживания челюстей, а у тетрапод остальные жаберные мышцы выполняют еще более далекие от исходных функции в качестве лицевых, шейных и плечевых мышц и даже в виде крошечных вспомогательных элементов слухового аппарата.

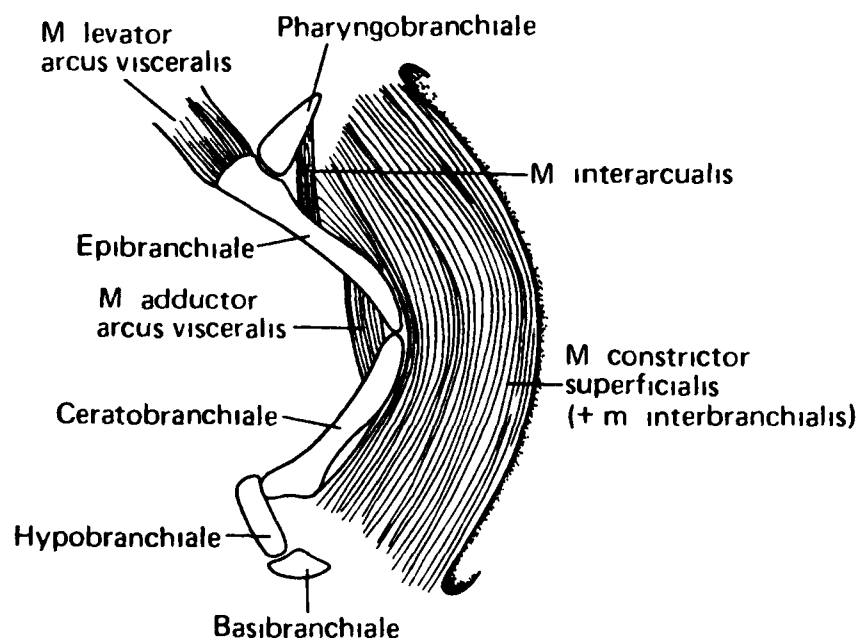
Жаберная мускулатура хорошо развита у круглоротых и в виде мышечных пластов, сжимающих жаберные мешки, и в виде специализированных мышц, управляющих своеобразным «языком». Однако строение мускулатуры миноги совершенно не похоже на известное для других групп позвоночных, и в дальнейшем она обсуждаться не будет.

У акул (рис. 214, А) строение хорошо развитых жаберных мышц во многих отношениях можно считать исходным для всех других челюстноротых. У их бесчелюстных предков мускулатура челюстной и гиоидной дуг, по-видимому, была похожа на таковую более задних висцеральных дуг, однако у акул она уже высокоспециализирована. Поэтому мы выберем обходной путь, обсудив вначале простую и предположительно более примитивную организацию мышц типичных бранхиомеров задней части глотки акул, а затем проследим их судьбу у вышестоящих позвоночных и вернемся, чтобы обсудить лежащие роstralнее (т. е. ближе к концу рыла) мышцы гиоидной и челюстной дуг.

Жаберная мускулатура — это, конечно, в первую очередь приспособление для прокачивания воды сквозь жабры, заменяющего действие ресничек, наблюдаемое у низших хордовых. Хотя именно жаберная мускулатура наиболее тесно связана с висцеральными скелетными элементами, соматические туловищные мышцы также могут прикрепляться к жаберной решетке. Уже упоминались гипобранхиальные мышцы, лежащие под глоткой и прикрепленные к дугам снизу; у акул эпибранхиальные мышцы «шеи» тоже могут вступать в контакт с верхними концами жаберных дуг.

У рыб позади гиоидной дуги обычно находятся пять жаберных щелей с четырьмя лежащими между ними перегородками, каждая из которых имеет свою собственную мускулатуру и скелетную основу; последняя дуга лежит позади последнего жаберного отверстия. Даже после исчезновения самих жабер (у тетрапод) мышцы, являющиеся производными разных бранхиомеров, легко различить, поскольку они иннервируются особой серией черепных нервов: V, VII, IX и X (см. т. 2, с. 271—274, и рис. 405), а именно к челюстной дуге подходит V, к гиоидной — VII, к первой типичной жаберной дуге — IX, а к более задним жаберным дугам — особые ветви X нерва (который продолжается далеко назад вдоль кишки).

**МЫШЦЫ ТИПИЧНЫХ ЖАБЕРНЫХ ДУГ И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ** (рис. 213, 214, А). Хотя у акул над и под жабрами часто происходит слияние мышц, с каждой типичной жаберной дугой связан характерный набор ее собственных мышечных пучков, которые по иннервации отличимы от относящихся к соседним бранхиомерам. Наи-



Одна жаберная дуга акулы и ее мускулатура. У многих акул, в том числе у обыкновенной колючей акулы (*Squalus*), подниматели слиты в капюшонную мышцу, связанную с лопаткой, а не с эпибранхиальными элементами, и волокна поверхностного сжимателя не параллельны волокнам межжаберной мышцы, а образуют неглубокий V-образный изгиб, вершина которого направлена вперед (здесь — влево).

более крупный мышечный элемент акулего бранхиомера — поверхностный сжиматель (*m. constrictor superficialis*); это широкий, хотя обычно и тонкий, листок, волокна которого большей частью идут сверху вниз внутри широкой кожной складки, простирающейся наружу в составе жаберной перегородки. Во многих случаях можно различить отдельные дорсальный и вентральный сжиматели. Сверху и снизу большинство волокон этого сжимателя оканчивается в дорсальных и вентральных фасциях. Однако более глубокие волокна могут прикрепляться к наружной поверхности скелетной дуги, образуя отдельные межжаберные мышцы (*mm. interbranchiales*).

Развиваются и более глубокие мышцы. Аддукторы висцеральных дуг (*mm. adductores arcuum visceralium*) идут от эпибранхиального элемента к цератобранхиальному и могут сближать их, сгибая дугу; дорсальные междуужные мышцы (*mm. interarcuales*) связывают эпибранхиальные элементы с фарингобранхиальными тех же или соседних дуг. Дорсальнее сжимателя от дорсальной фасции наискось, вниз и назад, идут мышечные волокна, которые могут прикрепляться к дорсальному отделу жаберных дуг в качестве их поднимателей (*mm. levatores arcuum visceralium*). Однако у многих акул большинство этих волокон или все они проходят косо назад и оканчиваются на плечевом поясе, что характерно и для производной от них трапецевидной мышцы тетрапод; так же или капюшонной (*m. cucullaris*) часто называют эту мышцу у акул.

У костных рыб жаберная мускулатура развита слабее. Поскольку жаберные перегородки редуцированы (при наличии жаберной крышки), поверхностные сжиматели отсутствуют, но их вентральные пучки сохраняются в виде различных поддужных мышц (*mm. subarcuales*); у костистых рыб подниматели утрачены, а аддукторы и межжаберные мышцы уменьшены или отсутствуют.

Среди тетрапод дышащие жабрами личинки амфибий сохраняют систему жаберных мышц, сходных с таковыми у костных рыб, однако у наземных форм мышцы,двигающие типичные жаберные дуги, исчезли, за исключением мелких пучков, связанных с подъязычным аппаратом и гортанью (несмотря на



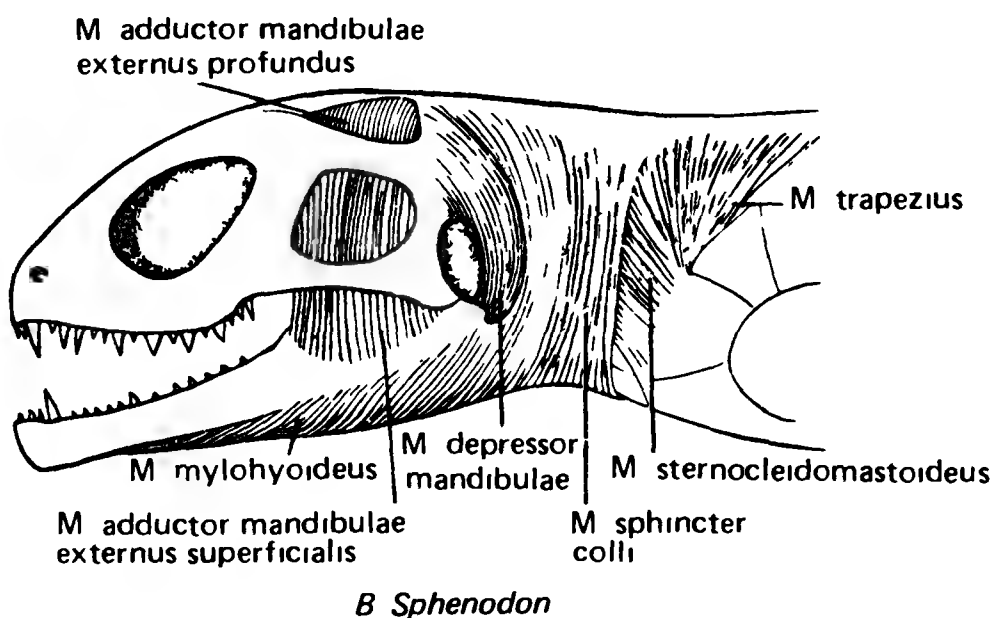
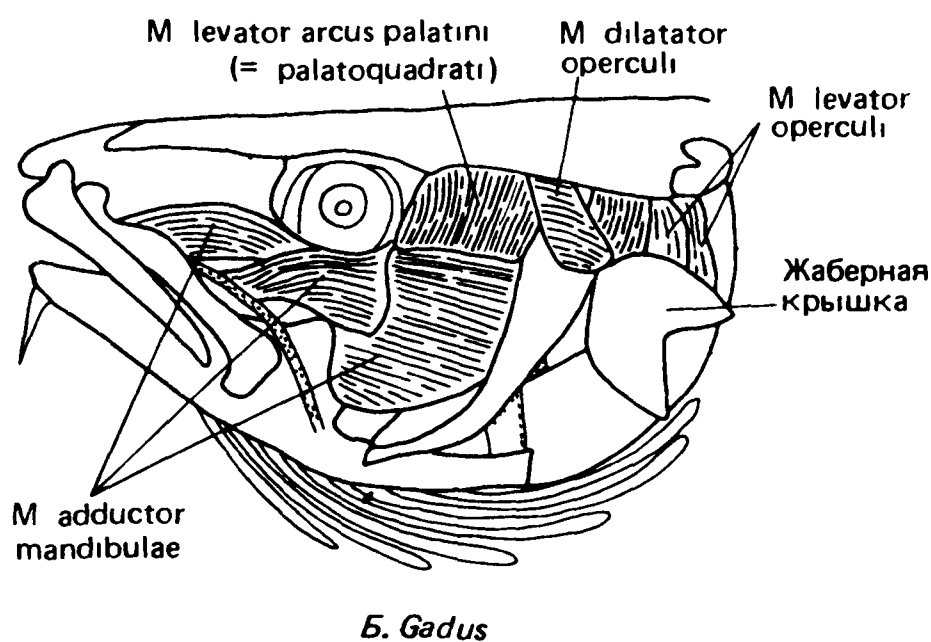
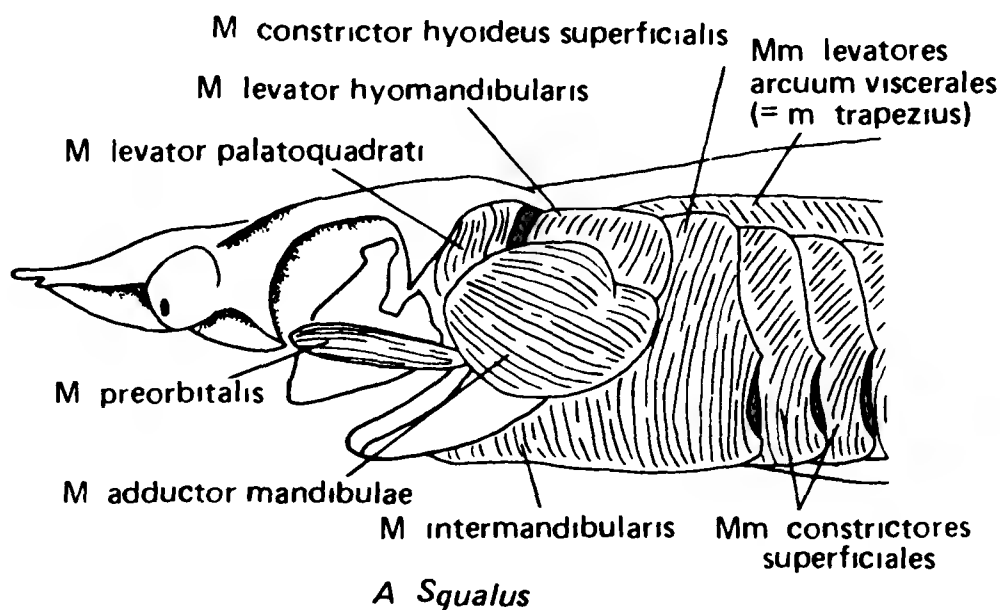


Рис. 214 Мускулатура жаберных дуг и ее производные у акулы, костистой рыбы и гаттерии (вид сбоку). У костистой рыбы мышцы задних дуг спрятаны под жаберной крышкой. (Б — по Dietz; В — по Adams, Furbringer.)

свой размер, они могут иметь большое значение; в частности, они управляют нашими голосовыми связками). Вместе с тем у наземных позвоночных сохраняется существенная, хотя и своеобразная, группа мышц этой системы — трапецевидная мускулатура (*m. trapezius*) (рис. 214, В), производная, как уже говорилось, поднимателей жаберных дуг рыб<sup>1</sup>. Она присутствует почти всегда и часто сильно

<sup>1</sup> Трапецевидная мышца имеет главным образом жаберное происхождение, однако ее иннервация у большинства млекопитающих наводит на мысль о частичном ее формировании и из осевой мускулатуры шеи.

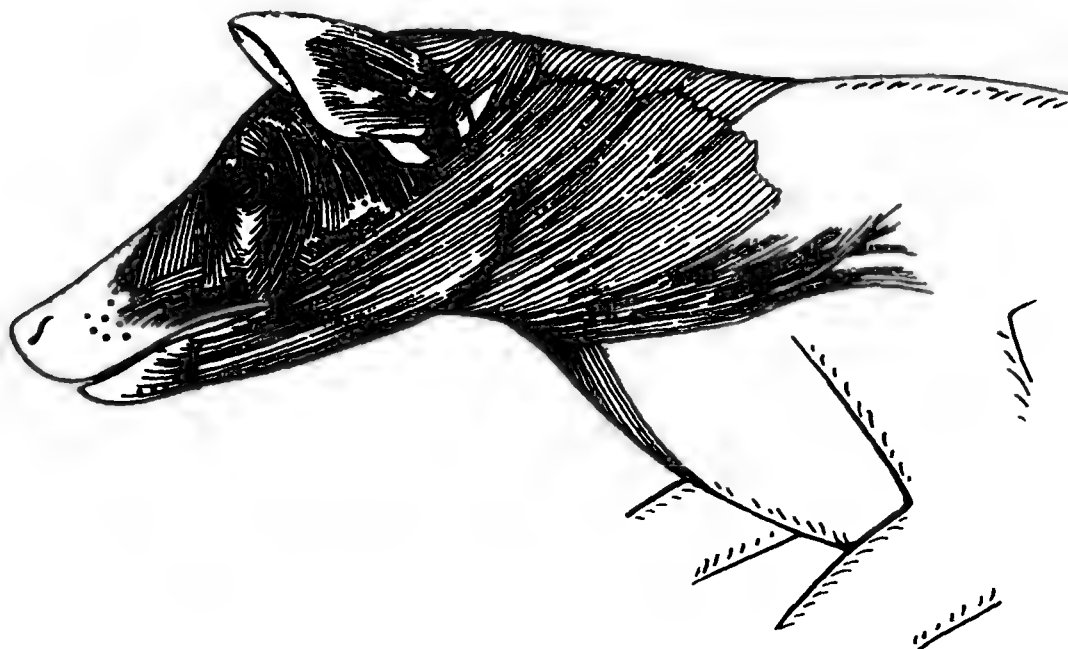
расширена — ее начало может простираться далеко назад по спине. Волокна листовидной трапецевидной мышцы сходятся вниз от затылка и спинной фасции, на передний край плечевого пояса. Исходно он прикреплялся к покровным элементам — клейтруму и ключице, но после их редукции или исчезновения зона прикрепления пролегла вдоль первичного переднего края лопатки (ее ости у млекопитающих), вентрально иногда достигая грудины. Более передние и вентральные пучки трапецевидной группы могут отделяться в виде самостоятельных мышц — грудиннососцевидной (*m. sternomastoideus*) и ключичнососцевидной (*m. cleidomastoideus*), а при редукции ключицы — срастаться (у многих млекопитающих) с пучками дельтовидной мышцы, образуя длинную тонкую составную мышцу, простирающуюся от головы прямо к передней конечности (*m. brachiocephalicus*).

**МЫШЦЫ ГИОИДНОЙ ДУГИ.** По-видимому, у предковых бесчелюстных мышцы гиоидной и типичных жаберных дуг были сходны. Однако у всех живущих ныне челюстноротых гиоидная дуга (и ее жаберная щель) сильно модифицирована, и ее мускулатура соответственно видоизменена. Эти мышцы всегда можно распознать по их иннервации VII (лицевым) нервом. У миног гиоидные мышцы приводят в действие необычный «язык»; как и во многих других отношениях, отличие от челюстноротых здесь явное, но ничего не говорит нам об их предках.

По-видимому, в связи с утратой независимости гиоидной дуги (которая видоизменена для подвески челюстей) у акул все глубокие гиоидные мышцы отсутствуют, и остается только поверхностный сжиматель (и маленький подниматель) (рис. 214, А). Зато эта мышца у многих рыб различным образом подразделяется. Иногда обособляются несколько глубоких пучков, соединяющих части гиоидной дуги между собой и с челюстным суставом. Часть из этих пучков может сохраняться в подъязычной и ушной областях у тетрапод; некоторые из них несущественны, но два, как будет отмечено ниже, приобретают большое значение в связи с открыванием рта. У рыб вентральная часть сжимателя иногда образует часть межчелюстной мышцы, соединяющей ветви нижней челюсти снизу, но у тетрапод участие гиоидной мускулатуры в формировании этого мышечного листка сходит на нет.

Важнейший компонент гиоидной мускулатуры — дорсальная часть пласта сжимателя, развивающаяся в гиоидной перегородке. У костных рыб последняя сильно расширена, образуя костную жаберную крышку, покрывающую жабры; гиоидный сжиматель сильно развит и имеет сложное строение, позволяющее управлять ее движениями (рис. 214, Б).

У тетрапод жаберная крышка исчезает; сжиматель гиоидной дуги в отсутствие более каудальных сжимателей (они исчезли уже у костных рыб), остается единственной поверхностной мышцей развивающейся шеи. Он разрастается в виде тонкого листка — сжимателя шеи (*m. sphincter s. constrictor colli*), охватывающего ее снизу и с боков (рис. 214, В) и, как правило, прирастающего к коже. У млекопитающих он распространяется на значительную часть поверхности головы, образуя лицевые, или мимические мышцы (рис. 215). Эти мышечные пучки, хотя и распределены по большой площади, как правило, особенно сконцентрированы вокруг глазниц, наружного уха, вибрисс (когда они развиты) и губ, которые, наконец, тоже приобретают подвижность и функции, отсутствующие у прочих позвоночных. Лишенные лицевых мышц, последние не способны ни улыбаться, ни хмуриться; без ротового сфинктера нельзя ни целовать, ни сосать, а в отсутствие ушных



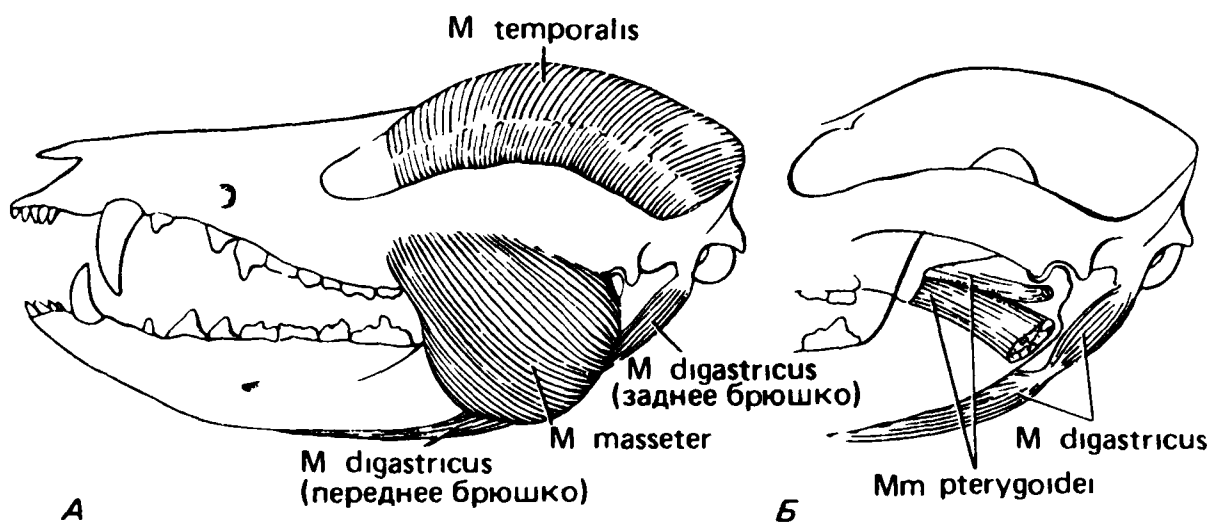
Лицевая мускулатура опоссума. (По Huber.)

мышц невозможны движения ушной раковины (присущие большинству млекопитающих, включая особенно «одаренных» людей). По-видимому, лицевые мышцы появились на ранних этапах эволюции млекопитающих, но зверообразные рептилии их еще не имели; у однопроходных они принципиально отличаются от мышц сумчатых и плацентарных.

Механизмы открывания рта у позвоночных не слишком хорошо отработаны (рот обычно открывается «сам собой»), и у разных групп наблюдаются неодинаковые способы решения этой задачи. Вентрально, как отмечалось ранее, вперед от плечевого пояса к нижней челюсти идет первичная система гипобранхиальных осевых мышц; направленная назад сила их натяжения используется для опускания нижней челюсти у рыб. У большинства тетрапод, кроме млекопитающих, появляется опускатель нижней челюсти (*m. depressor mandibulae*) (рис. 214, В) — передний пучок гиоидного сжимателя, начинающийся сбоку нижней задней части черепа, проходящий вниз позади прежнего брызгальца (т. е. теперь области барабанной перепонки) и прикрепляющийся к заднему концу нижней челюсти; часто здесь имеется задний отросток нижней челюсти (*processus retroarticularis mandibulae*), обеспечивающий этой мышце хорошее плечо рычага.

У млекопитающих нижняя челюсть преобразована, и ее элементы в области прежнего прикрепления опускателя либо утрачены, либо оказались в составе среднего уха. Сам он, лишившись функции, исчез. Однако вместо него развился другой пучок гиоидной мускулатуры, принявший участие в образовании двубрюшной мышцы (*m. digastricus*) (рис. 216, Б). Эта мышца, размыкающая челюсти млекопитающих, как подразумевает ее название, состоит из двух брюшек. Переднее образовано волокнами челюстного бранхиомера, идущими назад под ветвью нижней челюсти. Позади оно соединяется с пучком гиоидной мускулатуры, который идет вверх позади нижней челюсти и прикрепляется к черепу около уха. Два брюшка лежат под углом друг к другу, но вместе успешно выполняют не слишком трудную задачу опускания нижней челюсти.

**ЧЕЛЮСТНЫЕ МЫШЦЫ** (рис. 214, 216). С преобразованием у челюстноротых элементов одной из передних жаберных дуг в челюстной аппарат, ее мышцы сильно видоизменились в связи с появлением у них особых функций. Поскольку к че-



Челюстная мускулатура опоссума. А Вид с поверхности Б Более глубокий слой. На Б челюсть изображена как бы прозрачной, чтобы были видны крыловидные мышцы, которые прикрепляются к ее внутренней поверхности.

люстной дуге не примыкает типичное жаберное отверстие, здесь, естественно, не развита и расширенная жаберная перегородка, а в результате отсутствует и типичный пласт сжимателя. Челюстная мускулатура акул состоит из трех частей:

1. Верхняя челюсть к мозговой коробке прикрепляется рыхло. Дорсальная часть челюстной мускулатуры идет наружу и вниз от мозговой коробки спереди от брызгальца и прикрепляется к верхней челюсти в качестве **поднимателя нёбноквадратного хряща** (*m. levator palatoquadrati*), до некоторой степени сериально гомологичного каждому из поднимателей (или компонентов трапециевидной мышцы), прикрепляющихся к обычным жаберным дугам.
2. Самая крупная мышца челюстной дуги — **аддуктор нижней челюсти** (*m. adductor mandibulae*), который выполняет более важную функцию, чем любая другая бранхиальная мышца челюстноротых, а именно смыкает челюсти при кусании или разжевывании, что необходимо для проглатывания пищи. Основная масса этого аддуктора устроена просто — он идет от нёбноквадратного хряща, образующего верхнюю челюсть, вниз к нижнечелюстному хрящу. Специализированная часть — **предглазничная мышца** (*m. preorbitalis*) — подходит спереди к основному аддуктору от переднего края глазницы и, притягивая верхнюю челюсть вперед, помогает закрепить ее на мозговой коробке. Аддуктор нижней челюсти сравним по положению с аддукторами обычных жаберных дуг, но, вероятно, включает в себя и материал, который каудальнее образует основную массу отсутствующего здесь сжимателя.
3. Меньшее значение вентрального элемента: волокна, представляющие наиболее вентральную часть сжимателя, образуют у рыб (вместе с производным гиоидной мускулатуры) **межчелюстную мышцу** (*m. intermandibularis*) — тонкий пласт волокон между двумя ветвями нижней челюсти.

У вышестоящих позвоночных вентральная и дорсальная части челюстной мускулатуры не имеют существенного значения. Волокна первой у тетрапод по-прежнему соединяют тонким слоем ветви нижней челюсти; это **подъязычно-челюстная мышца** (*m. mylohyoideus*). Ее пучок образует (как отмечено выше) **переднее брюшко двубрюшной мышцы**, опускающей нижнюю челюсть у млекопитающих. Верхняя челюсть и нёбо продолжают подвижно сочленяться с мозговой коробкой у большинства костных рыб и многих групп тетрапод. У таких форм

подниматель нёбноквадратного элемента сохраняется, но в измененном виде. У костных рыб он может расширяться и соединять гиомандибуляре и даже жаберную крышку с мозговой коробкой. У тетрапод он представлен мелкими мышцами, связывающими мозговую коробку с квадратной (только у птиц) и крыловидной (также у ящериц и змей) костями. Если верхняя челюсть прирастает к мозговой коробке (у химер, двоякодышащих, современных амфибий, черепах, крокодилов и млекопитающих), то эта мускулатура бесполезна. Обычно она исчезает, однако у многих рептилий и амфибий ее остаток сохраняется во внутренней части глазницы, и его укорочение может выталкивать глазное яблоко наружу.

Аддуктор нижней челюсти сильно развит у всех челюстноротых. У костных рыб он объемист. В «щечной» области, где он располагается, лежат покровные кости черепа, и зоны крепления челюстных мышц частично находятся на их внутренней стороне и могут также распространяться внутрь, на мозговую коробку. У низших тетрапод приводящая мускулатура разделена на три основные части главными ветвями тройничного нерва. У многих форм она крайне сложна и сильно расчленена (в одной современной работе в ней выделено у некоторых змей и ящериц до дюжины частей). Волокна первоначально отходили от нижней поверхности щечного отдела крыши черепа и смежных частей нёбного комплекса и мозговой коробки, а оканчивались внутри и вокруг впадины в нижней челюсти. Образование окон или выемок в первоначально сплошной крыше черепа у всех амниот, кроме некоторых черепах и вымерших котилозавров, сделало положение приводящей мускулатуры более поверхностным. У млекопитающих наружный аддуктор разделен на две части в связи с изменением конструкции нижней челюсти и характера ее причленения. Одна из них — височная мышца (*m. temporalis*) — занимает в общем исходное для наружного аддуктора положение и оканчивается на венечном отростке нижней челюсти. Вторая часть — жевательная мышца (*m. masseter*) — проходит поверхностнее, располагаясь отчасти снаружи от первоначальной крыши черепа. Ее волокна ориентированы под значительным углом к височной мышце и тянут нижнюю челюсть вперед и вверх; жевательная мышца бывает сильно развита особенно у грызунов; часто она крупнее височной. Крыловидные мышцы (*mm. pterygoidei*), мелкие у млекопитающих, образуют у тетрапод глубокий ярус приводящей мускулатуры. Они обычно начинаются от крыловидного отдела нёба (но могут доходить и до мозговой коробки), а оканчиваются на внутренней и задней поверхности нижней челюсти.

### ПОДКОЖНАЯ МУСКУЛАТУРА

У рыб поверхность скелетных мышц тесно связана с кожей. У тетрапод, особенно у амниот, это уже не так, и кожа лежит над подстилающей ее мускулатурой относительно свободно. Однако во многих случаях тонкие мышечные листки или ленты частично или полностью погружены в кожу и управляют ее движениями; эти мышцы в эмбриогенезе образуются из залегающих глубже скелетных мышц. В некоторых случаях система скелетных мышц и ее поверхностные подкожные производные четко различимы; в других случаях — решить, идет речь о настоящей мышце туловища или конечности, или же о подкожной мускулатуре, трудно.

У амфибий и рептилий эта мускулатура развита вообще слабо, если не считать изредка присутствующего подкожного пучка грудной мышцы; эта особен-

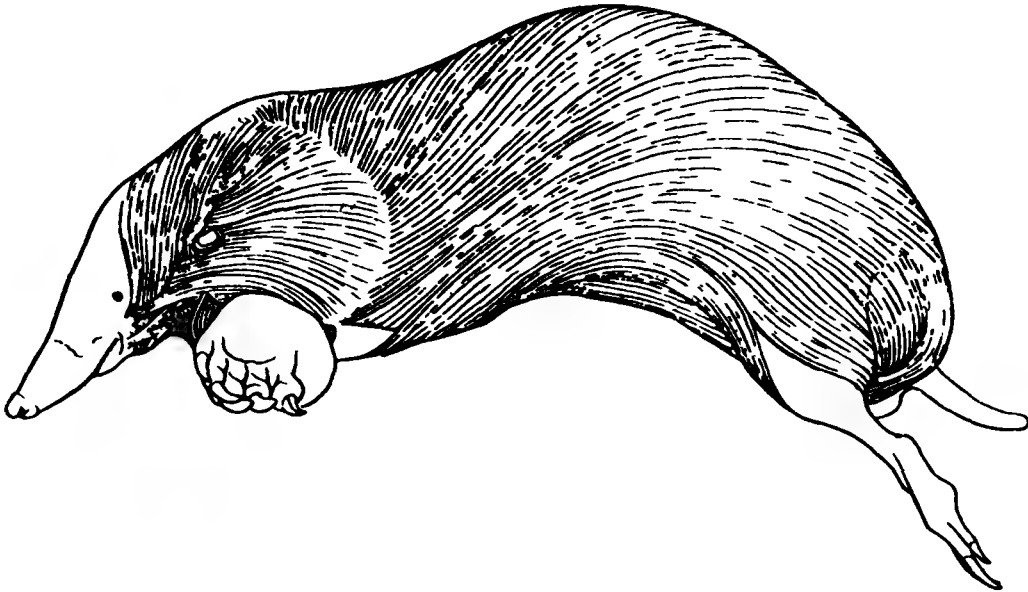


рис. 217 Подкожные мышцы, обволакивающие тело крота. Те, что находятся спереди от передней конечности, являются частью лицевой мускулатуры; позади нее расположена большая подкожная мышца туловища. (По Nishi.)

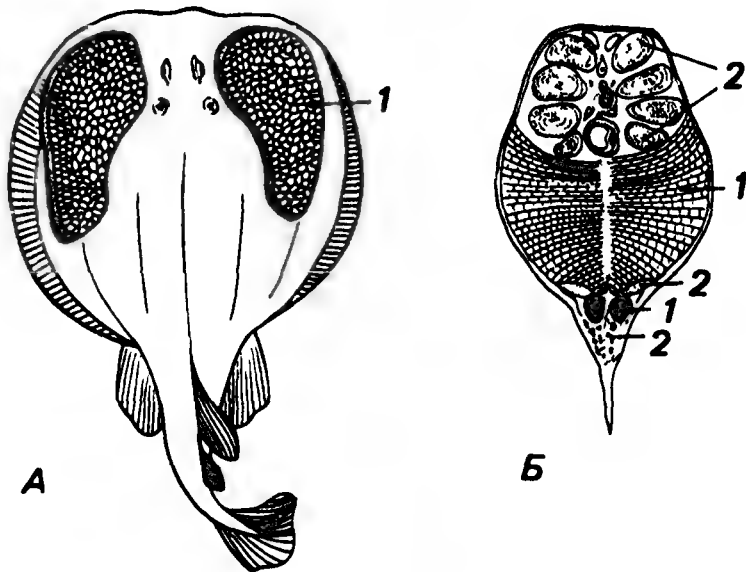
ность повторяется и у многих млекопитающих. Змеи составляют заметное исключение. К каждой из крупных брюшных чешуй змей прикрепляется мощная подкожная мышца, что необходимо для некоторых редких типов локомоции; они не используются при обычном волнообразном передвижении. У птиц подкожные производные некоторых мышц плечевого пояса и передней конечности оканчиваются дистально в толстой коже крыла и помогают в полете; мышечные пучки в коже могут изменять наклон элементов оперения.

Наиболее развита подкожная мускулатура у млекопитающих. У большинства из них (высшие приматы составляют исключение) туловище и шея почти полностью окутаны сплошной мышечной оболочкой, называемой подкожной мышцей туловища (*m. cutaneus trunci* s. *cutaneus maximus* s. *panniculus carnosus*) (рис. 217); подергивание кожи у лошади в том месте, где уселась муха, — доказательство присутствия и функционирования этого подкожного мышечного пласта. Подкожная мышца туловища, хотя и покрывает значительную часть последнего, происходит в основном из грудной мышцы, принадлежащей к конечности; волокна других мышц также могут участвовать в формировании этой или иных подкожных мышц туловища, но их роль редко бывает существенна. Кольцо поверхностных волокон вокруг шеи — сжиматель шеи — является, как уже отмечалось, частью висцеральной мускулатуры и иннервируется лицевым нервом (VII). У млекопитающих этот подкожный пласт поразительно развивается, давая от шеи вперед, поверх черепа и на щеки пучки, формирующие лицевые мышцы (в связи с чем, собственно, и получил свое название иннервирующий его лицевой нерв).

## ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ОРГАНЫ

У ограниченного числа рыб — скатовых из рода *Torpedo* и нескольких тропических пресноводных костистых, таких, как электрический «угорь» (*Gymnotus*) и электрический сом (*Malapterurus*), — развиваются специальные органы, способные сильно ударить током любое прикасающееся к рыбе животное. Некоторые другие формы скатовых и костистых рыб создают более низкую разность потенциалов. Настоящая глава — наиболее подходящее место для рассмотрения электрических органов (рис. 218), поскольку они в большинстве своем (а, может быть, и во всех случаях) являются видоизмененными мышечными тканями.





Электрические органы. А. *Torpedo* — скат, у которого мускулатура расширенных грудных плавников преобразовалась в электрические органы (1). Кожа удалена, чтобы эти органы были видны. Б. Срез хвоста электрического «угря» (*Gymnotus*) из Южной Америки. Сверху и снизу видна типичная осевая мускулатура хвоста (2), но значительная ее часть преобразовалась в ткань, генерирующую электричество (1). (А — по Garten; Б — по duBois-Reymond.)

Мышечные волокна приспособлены для быстрого высвобождения энергии; однако в данном случае она нужна для создания электрического поля, а не для сокращения.

Обычно элементы, из которых состоят электрические органы, — это пластинки многоядерной протоплазмы, называемые электроплаксами; каждая из них иннервируется своим нервным волокном. В некоторых случаях доказано, что они происходят из клеток поперечнополосатых мышц зародыша, но сильно изменяются по форме и внутреннему строению. В других случаях, в пластинку электрического органа превращается, по-видимому, нервно-мышечное соединение, а не само мышечное волокно. Эти пластинки расположены одна над другой в виде стопок. Такое устройство очень похоже на традиционную гальваническую батарею. Образуется по существу живая батарея, которая работает благодаря разности потенциалов между двумя поверхностями каждой пластинки. У *Torpedo* эта разность может превышать 200 В (при мощности 2000 Вт); электрический «угорь» может создавать напряжение свыше 500 В.

Очевидно, мощный электрический орган имеет важное значение для защиты рыб от хищников и для обездвиживания добычи. «Низковольтные» рыбы уже давно используют принцип радара, только недавно открытый человеком. Волны, излучаемые электрическими органами, находящимися в их хвосте, создают электрическое поле; приближающиеся объекты возмущают его, что и улавливается рецепторными органами, развившимися из системы боковой линии (см. т. 2 с. 230). Такие органы, присутствующие у некоторых примитивных пресноводных костистых рыб Южной Америки и Африки (например, нильский *Gymnarchus*) и у одного ската, особенно полезны в темных или мутных водах. У костистых рыб, использующих эту систему, области мозга, связанные с боковой линией, очень сильно увеличены.

Несмотря на принципиально единый план строения, электрические органы различных форм сильно различаются по положению и внешнему виду; по-видимому, в ходе эволюции они неоднократно развивались независимо. У *Torpedo* это две обширные группы собранных в стопки пластинок — по одной с каждой сто-

роны головы в расширенных грудных плавниках этого уплощенного пластиножаберного. Таких стопок сотни, а в каждой из них по несколько сотен пластинок (было подсчитано, что у одного вида *Torpedo* их свыше 200 000). У электрического «угря» *Gymnotus* из Южной Америки, хвост которого составляет четыре пятых длины тела, массивный электрический орган образован видоизмененной вентральной половиной хвостовой мускулатуры. У нильского сома *Malapterurus* электрическая ткань в виде оболочки окружает прямо под кожей все туловище от затылка до основания хвоста. Многочисленные пластинки не организованы у него в четкие стопки и, поскольку эта ткань лежит поверх мускулатуры тела, ее происхождение из последней не столь несомненно (возможно, это производное видоизмененных желез).



# ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                                             |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Предисловие редактора перевода . . . . .                                                    | 5   |
| Предисловие . . . . .                                                                       | 6   |
| <b>Глава 1. Введение</b> <i>Перевод Т. Б. Сидоровой</i> . . . . .                           | 9   |
| План строения тела позвоночных . . . . .                                                    | 9   |
| Направления и плоскости . . . . .                                                           | 16  |
| Понятие гомологии . . . . .                                                                 | 19  |
| Адаптация и эволюция . . . . .                                                              | 20  |
| Отношение поверхности к объему . . . . .                                                    | 25  |
| Анатомическая номенклатура . . . . .                                                        | 26  |
| Таксономия и система классификации . . . . .                                                | 27  |
| <b>Глава 2. Родословная позвоночных</b> <i>Перевод Т. Б. Сидоровой</i> . . . . .            | 30  |
| Ланцетник . . . . .                                                                         | 30  |
| Оболочники . . . . .                                                                        | 34  |
| Полухордовые . . . . .                                                                      | 37  |
| Филогения беспозвоночных . . . . .                                                          | 40  |
| Кольчатые черви в качестве предков позвоночных . . . . .                                    | 42  |
| Паукообразные в качестве предков позвоночных . . . . .                                      | 44  |
| Родственные связи с иглокожими . . . . .                                                    | 45  |
| Филогения хордовых . . . . .                                                                | 46  |
| «Висцеральный» и «соматический» . . . . .                                                   | 48  |
| <b>Глава 3. Кто есть кто среди позвоночных</b> <i>Перевод Т. Б. Сидоровой</i> . . . . .     | 50  |
| Палеонтологические данные . . . . .                                                         | 50  |
| Классификация позвоночных . . . . .                                                         | 53  |
| Бесчелюстные . . . . .                                                                      | 55  |
| Elasmobranchiomorphi . . . . .                                                              | 62  |
| Костные рыбы . . . . .                                                                      | 68  |
| Амфибии . . . . .                                                                           | 80  |
| Рептилии . . . . .                                                                          | 86  |
| Птицы . . . . .                                                                             | 96  |
| Млекопитающие . . . . .                                                                     | 101 |
| <b>Глава 4. Клетки и ткани</b> <i>Перевод Т. Б. Сидоровой</i> . . . . .                     | 119 |
| <b>Глава 5. Ранние стадии развития позвоночных</b> <i>Перевод Т. Б. Сидоровой</i> . . . . . | 130 |
| Типы яиц . . . . .                                                                          | 130 |
| Дробление и образование бластулы . . . . .                                                  | 132 |
| Гастрюляция и образование зародышевых листков . . . . .                                     | 137 |
| Развитие нервной трубки и мезодермы . . . . .                                               | 147 |
| Форма тела и зародышевые оболочки . . . . .                                                 | 152 |
| Регенерация . . . . .                                                                       | 159 |

|                                                                                 |     |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Механика развития . . . . .                                                     | 159 |
| Онтогенез и филогенез . . . . .                                                 | 160 |
| Зародышевые листки . . . . .                                                    | 162 |
| <b>Глава 6. Кожа</b> <i>Перевод Т. Б. Сидоровой</i> . . . . .                   | 164 |
| <b>Глава 7. Опорные ткани — скелет</b> <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i> . . . . . | 185 |
| Хорда . . . . .                                                                 | 185 |
| Соединительные ткани . . . . .                                                  | 186 |
| Скелетные ткани . . . . .                                                       | 188 |
| Покровный скелет . . . . .                                                      | 198 |
| Осевой скелет . . . . .                                                         | 204 |
| Скелет конечностей . . . . .                                                    | 231 |
| Висцеральный скелет . . . . .                                                   | 263 |
| <b>Глава 8. Череп</b> <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i> . . . . .                  | 271 |
| <b>Глава 9. Мускулатура</b> <i>Перевод А. Н. Кузнецова</i> . . . . .            | 310 |
| Осевые мышцы . . . . .                                                          | 318 |
| Мышцы конечностей . . . . .                                                     | 330 |
| Мускулатура бранхиомеров . . . . .                                              | 345 |
| Подкожная мускулатура . . . . .                                                 | 352 |
| Электрические органы . . . . .                                                  | 353 |
| <b>Оглавление</b> . . . . .                                                     | 356 |

**УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!**

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва  
1-й Рижский пер., д. 2,  
издательство «Мир»

**УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ**

**Алфред Ромер, Томас Парсонс**

**АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ**

**В 2-х томах**

**Том 1**

**Заведующая редакцией**

**канд. биол. наук М. Д. Гроздова**

**Научный консультант**

**чл.-корр АН СССР Т. М. Турпаев**

**Ведущий редактор М. Б. Николаева**

**Редактор И. А. Деменцова**

**Художник А. А. Лукьяненко**

**Художественные редакторы А. Я. Мусин,  
Л. М. Аленичева**

**Технический редактор М. А. Страшнова**

**Корректор Т. М. Подгорная**

**ИБ № 6877**

**Сдано в набор 10 01 90 Подписано к печати 14 06 91  
Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>16</sub> Бумага офсетная № 1 Печать  
офсетная Гарнитура таймс Объем 11,25 бум л Усл  
печ л 29,25 Усл кр-отт 71,50 Уч-изд л 31,75  
Изд № 4/6171 Тираж 30 000 экз Зак 48**

**Издательство «Мир» В/О «Совэкспорткнига»  
Государственного комитета СССР по печати  
129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2**

**Можайский полиграфкомбинат В/О «Совэкспорткнига»  
Государственного комитета СССР по печати  
143200, Можайск, ул. Мира, 93**

Издательство «Мир» выпускает в 1993 году

**Флиндт Р. БИОЛОГИЯ В ЦИФРАХ.** Сборник таблиц, включающих более 10 000 данных. Пер. с нем., 11 л., 2 р. 20 к.

Составленный автором из ФРГ справочник, включающий более 10 000 данных из области анатомии и общей биологии животных, растений и (в меньшей степени) микроорганизмов. Значительная часть сборника содержит данные по биологии человека.

Для биологов всех специальностей, студентов биологов и медиков.

Из рецензии: «Этот справочник представляет собой третье издание, переработанное и дополненное, и содержит вполне современный фактический материал. К числу достоинств книги следует отнести наличие литературных ссылок к каждой таблице, использование иллюстративного материала, дополняющего таблицы, подробный предметный указатель. В отечественной литературе подобные биологические справочники отсутствуют» (к. б. н. И. И. Товарова).